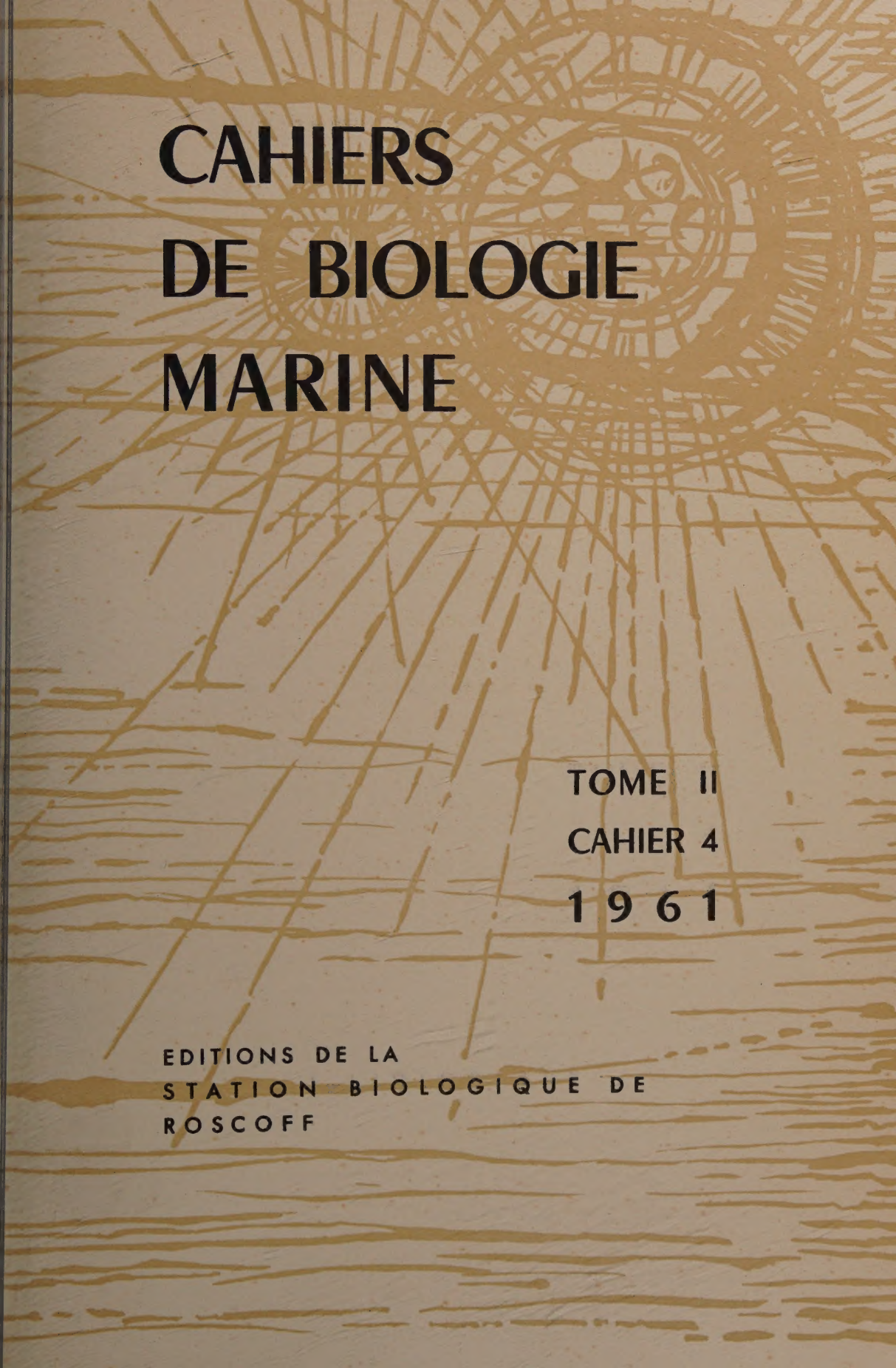




CAHIERS DE BIOLOGIE MARINE

TOME II

CAHIER 4

1 9 6 1

EDITIONS DE LA
STATION BIOLOGIQUE DE
ROSCOFF

Tome II — N° 4 — 4^e trimestre 1961

CAHIERS DE BIOLOGIE MARINE

(PUBLICATION TRIMESTRIELLE)

ÉDITÉS PAR

GUIDO BACCI

Modène

CHARLES BOCQUET

Caen

PIERRE DRACH

Paris et Roscoff

MAURICE FONTAINE

Paris

CLAUDE LÉVI

Strasbourg

GEORGES I. POLJANSKY

Léninegrad

MARCEL PRENANT

Paris

BERTIL SWEDMARK

Kristineberg

et

GEORGES TEISSIER

Paris et Roscoff

Les Cahiers de Biologie Marine publient, sous forme de mémoires, de notes et, éventuellement, de revues et de chroniques, des études consacrées aux organismes marins et à leur milieu.

Le Comité de rédaction souhaite recevoir des manuscrits portant sur les aspects les plus divers de la Biologie Marine et de l'Océanographie. Les textes pourront, s'il est nécessaire, être publiés en une langue autre que le français, mais devront, dans ce cas, être accompagnés d'un résumé en français.

Le tome annuel est composé normalement de quatre cahiers. Si le Comité de rédaction juge utile de consacrer un cahier supplémentaire à la publication d'un mémoire particulièrement volumineux, ce cinquième cahier est compris dans le prix de l'abonnement annuel.

La correspondance scientifique et les manuscrits doivent être adressés à

M. le Professeur G. TEISSIER

Directeur des Cahiers de Biologie Marine
Laboratoire de Zoologie, 7, Quai Saint-Bernard, Paris-V*

Les abonnements sont reçus par

Interdoc - Périodiques

12, rue Pierre-Curie, Paris-V*

— C. C. P. Paris 11.188-05 —

Abonnement pour 1961 : 60 NF — Le Cahier : 15 NF

GONOPHYSEMA GULLMARENSIS
(COPEPODA PARASITICA)

An anatomical and biological study of an endoparasite
living in the ascidian *Ascidiella aspersa*.

II. BIOLOGY AND DEVELOPMENT

by

José Bresciani

The Danish Institute of Fisheries and Marine Research, Charlottenlund, Denmark

and

Jörgen Lützen

Zoological Museum, Copenhagen

Contents

	PAGES
Introduction	348
Distribution	348
Reproduction	350
Prelarval development	353
Larval development	354
The nauplius	354
The copepodid	355
The onychopodid	357
Postlarval development	359
Morphogenesis	359
Organogenesis	361
The sexual nature of Gonophysema	364
Discussion	367
Acknowledgements	370

Résumé

Dans cette deuxième partie, qui termine l'étude de *Gonophysema gullmarensis*, est donné un aperçu détaillé de la distribution du parasite dans les eaux suédoises et danoises.

En vue de déterminer la période de reproduction de *Gonophysema*, nous avons examiné d'avril à novembre, un grand nombre d'Ascidies parasitées. Cette période s'étend de juillet à décembre, avec un maximum d'activité pendant les mois d'août et septembre. La corrélation entre le cycle reproducteur de l'hôte et du parasite est discutée et le graphique de la figure I montre que la reproduction de *Gonophysema* est liée à un cycle saisonnier.

Nous avons réussi à suivre toutes les phases de l'évolution de *Gonophysema*, qui peut se résumer ainsi : après une très courte vie pélagique, le nauplius issu de l'œuf se transformera, par une seule mue, en un Copépodite qui aura ainsi parcouru toute son évolution sous la peau nauplienne. Très rapidement, le Copépodite cherchera à se fixer dans le tissu de l'hôte. Après une nouvelle mue, il donnera une troisième forme larvaire que nous avons nommée onychopodite. La larve percera alors le tissu de l'Ascidie et, après un court parcours dans le système circulatoire de l'hôte, s'y fixera pour accomplir sa métamorphose finale.

Pour éclaircir l'état sexuel de *Gonophysema*, une étude de l'organogénèse a été faite. Elle a démontré que l'appareil testiculaire du parasite est formé de plusieurs mâles (jusqu'à sept) qui, après avoir pénétré dans la femelle, se sont logés dans la vésicule testiculaire et ont subi une régression très marquée. L'existence de pareille forme de sexualité n'a jamais été signalée chez les Copépodes, à notre connaissance. Un cas similaire a été observé chez les Rhizo-céphales.

L'organogénèse a montré que l'atrium, le spermoducte et la vésicule testiculaire sont d'origine ectodermique et recouverts de chitine. La glande cémentaire a son origine dans une prolifération de la masse ovarienne primitive. L'origine du receptaculum seminalis paraît être dans une masse cellulaire proche de l'ovaire.

Nous avançons l'hypothèse suivant laquelle le déterminisme sexuel serait, d'après ce que nous avons observé, l'action du milieu.

Enfin, l'anatomie de *Xenocoeloma* et *Aphanodomus* est discutée à la lumière des faits apportés par cette étude.

INTRODUCTION

The present work is a continuation and conclusion of our observations on the parasitic copepod *Gonophysema gullmarensis*, the anatomy of which has been described in an earlier paper (Bresciani and Lützen, 1960). It deals with a variety of biological aspects concerning this copepod and the morphogenesis and organogenesis of it are described in detail. Our previous perception of *Gonophysema* as a hermaphrodite has been invalidated by the find of a male; still, the sexual nature of *Gonophysema* is exceptional among copepods.

DISTRIBUTION

Below is given a survey of all localities in the Gullmar Fiord area, viz. the Swedish west coast, from 58 10'N to 58 22'N, where *Ascidiella aspersa* have been examined for the presence of *Gonophysema*.

THE ARCHIPELAGO

LOCALITY	POSITION	DATE	NUMBER OF ASCIDIANS		
			examined	infected	% infected
Fisketången.....	58°21'10"N - 11°16'40"E	4.12.59	9	0	7
Malmö.....	58°21'05"N - 11°21'00"E	4.12.59	72	0	0
Långe-Rammen.....	58°20'55"N - 11°16'90"E	4.12.59	55	1	1.8
Lumpan.....	58°20'05"N - 11°22'10"E	4.12.59	30	0	0
Lilla Kornö.....	58°18'57"N - 11°22'30"E	4.12.59	21	0	0
Stora Kornö.....	58°18'38"N - 11°22'85"E	4.12.59	54	17	31.5
Saltö Sund.....	58°17'90"N - 11°25'00"E	17.12.59	45	8	17.6
Brandskären.....	58°17'78"N - 11°20'60"E	4.12.59	11	0	0
Lysekil Norra Hamn	58°16'70"N - 11°25'40"E	17.12.59	54	21	38.9
—	—	2.5.60	266	95	35.8
—	—	13.6.60	102	49	48.0
Spättan-Flatholmen	58°15'55"N - 11°25'20"E	19.10.59	99	13	13.1
—	—	11.12.59	150	5	3.3
Långholmen.....	58°15'25"N - 11°23'15"E	4.12.59	37	7	19.0
Pittlehuvud.....	58°14'60"N - 11°25'25"E	11.12.59	185	30	16.2
—	—	14.6.60	101	19	18.9
Svenningeskär.....	58°13'70"N - 11°24'80"E	20.10.59	197	36	18.2
Pilgrimsholm.....	58°10'15"N - 11°24'40"E	15.12.59	105	2	1.9

THE GULLMAR FIORD

Lilla Bornö.....	58°22'85"N - 11°32'50"E	5.5.60	57	0	0
Alsbäck.....	58°19'55"N - 11°32'50"E	10.12.59	60	2	3.3
Jordfall.....	58°19'55"N - 11°33'87"E	10.12.59	34	1	3.0
Storeskär.....	58°17'85"N - 11°31'85"E	10.12.59	36	0	0
Finnesbobukt.....	58°17'64"N - 11°30'00"E	10.12.59	65	0	0
Grötö Rev.....	58°16'30"N - 11°27'50"E	10.12.59	32	3	9.0
Kristineberg bukten	58°15'05"N - 11°27'30"E	16.4.60	323	76	23.5

The maximal degree of infection is reached just at the mouth of the fiord, or in the skerries just outside or north of the mouth (the localities Stora Kornö, Saltö Sund, Lysekil Norra Hamn, Spättan, Pittlehuvud, Svenningeskär, Grötö Rev, and Kristineberg bukten). North and south of this area and in the Gullmar Fiord proper the infection is low, and the parasite occurs quite sporadically. The reason for this is not clear, but we are inclined to believe that the whole area has recently been invaded by *Gonophysema*, and that its area of distribution steadily increases. In the latter half of the previous century Thorell and Aurivillius studied the semi-parasitic copepods in the ascidians just from this area, and we estimate that they examined at least between 400 and 500 specimens of *Asciidiella aspersa*—without recording any find of *Gonophysema*. This indeed supports the view that the parasite is a new invader of the fauna.

Asciidiella aspersa is evidently the principal host of *Gonophysema*, but in a few cases we found it present in *Asciidiella scabra* (O.F.M.), which is a smaller species; up to now we have, however, searched in vain for the parasite in species of the genus *Ascidia*. The following

species of this genus have been dissected in fairly large numbers: *conchilega*, *mentula*, *obliqua* and *virginea*.

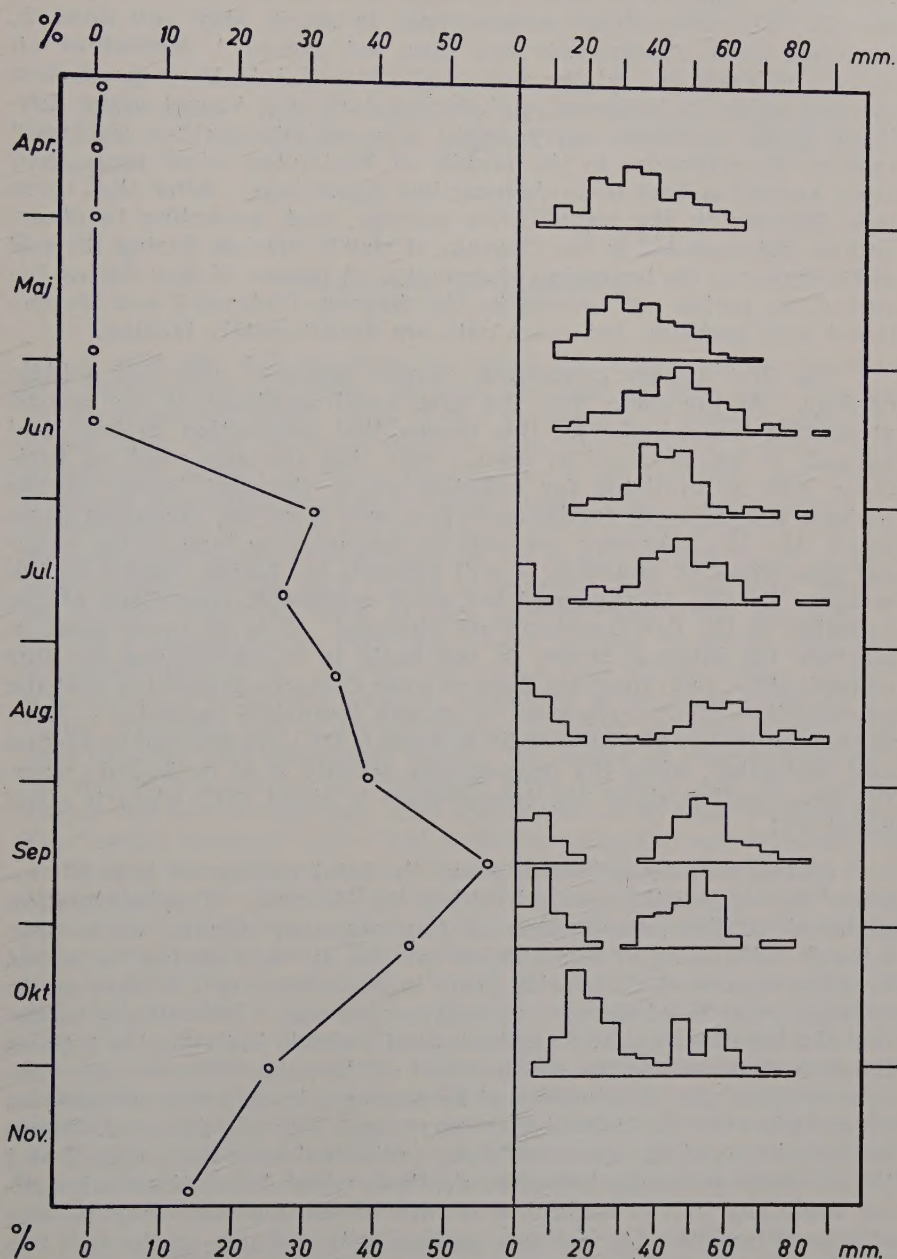
From outside the Gullmar Fiord area we have only sparse information of the occurrence of *Gonophysema*. About 75 specimens of *A. aspersa* from South Koster, Skagerak, were not parasitized. R.H. Millar, D. Sc., has been so kind as to send us half a hundred ascidians from Millport Marine Station, the Scottish west coast which all, however, proved to be uninfected. — One of us have had the opportunity to examine several hundred specimens of *A. aspersa* and *scabra*, deposited in the Zoological Museum of Bergen, or in the Biological Station, Espgrend, and for the greater part originating from the vicinity of Bergen, West Norway; no *Gonophysema* was recorded. 63 specimens of *A. aspersa* collected from the oyster beds in the western Limfiord, Denmark, also did not contain any parasites. The Danish research-vessel "Ophelia" on the other hand, collected 23 specimens of *A. scabra* from Læsø, the Kattegat, 3 of which were infected, while 5 specimens of *A. aspersa* harboured no parasites. Concluding from the number of infected ascidians and the number of copepods found we suppose that 10-20 % of the ascidians from Læsø are infected with *Gonophysema*. The parasite then, has been recorded from Swedish as well as from Danish waters.

REPRODUCTION

A variety of circumstances have prevented us from following the reproductive cycle of *Gonophysema* throughout the year, but, at least from a period of 8 months (April to November 1960), we have exact information which is illustrated in text-fig. 1. Before we consider the diagram it is necessary to mention the reproductive cycle of the host while an intimate relation seems to exist between this and the reproductive activity of the parasite.

On the Swedish west coast *Ascidella aspersa* is annual just as it is demonstrated to be in West Norway (Huus, 1937), in the Limfiord, Denmark (Spärck, 1950), and in Scotland (Millar, 1952). The species is slightly protandric, but although older specimens may contain sperm most of the year and eggs in a large part of the year the time of spawning is restricted to a rather short period. The larval settlement takes place in July and August, the old generation, however, does not die immediately after spawning, but may live for some more months; at the end of the year, however, the old ascidians are of minor importance, and are almost replaced by the new ones. This is illustrated by the size-frequency histograms in text-fig. 1, which are based on rather regular measurements of the length of the ascidians. Evidently, the rather short period in which the two generations of *Ascidella aspersa* live side by side is a critical one for *Gonophysema*: during this time the parasite must "migrate" from the old generation to the new one; the crisis becomes further accentuated by the fact that the new ascidians have a comparatively smaller chance of being infected than the older ones due to their smaller

size, and that, at least part of those larvae of *Gonophysema* which infect old ascidians, may not complete their development up to the mature stage before the host dies.



TEXT-FIG. 1. — Right: Size-frequency histograms of *Ascidiella aspersa* from April to November.

Left: Graphic representation of the reproductive activity of *Gonophysema* within the same period, expressed by the percentage of egg-carrying specimens out of the total number of mature parasites.

Histological sections of full-grown parasites show that eggs are present in the maturation-organs and the receptaculum packed with sperm-cells during the greater part of the year, at least from April to January (specimens from February and March were not investigated). The proportion carrying eggs in April, May and June is, however, quite unimportant and does not exceed 1 percent of all mature individuals. At the very beginning of July the reproductive activity suddenly increases, and during July and August about one-third of the parasites carry eggs. The activity further rises and reaches its maximum in the middle of September when more than every second mature *Gonophysema* has egg-strings. After that there is a decrease in the reproductive activity, and, according to observations not included in the diagram, it slowly dies off during the end of December or the beginning of January. A release of eggs during the rest of the period not covered by the diagram (February and March) is not very probable, but exact data are unfortunately lacking.

The first ovisacs containing nauplii appeared after the middle of July. At the same time the first small ascidians of the second generation became visible; this means that oviposition in host and parasite is synchronized in such a way that the new stock of ascidians will be available for infection when the first larvae of the parasite are released; furthermore it is seen from the preceding paragraph that *Gonophysema* proceeds to propagate so long as the original generation of ascidians is still present, i.e. to the middle of the winter. By this arrangement the most favourable conditions of the infection of the new ascidians are obtained. It is an open question whether the internal milieu of the hosts is of importance for this co-ordination, but otherwise there is some evidence suggesting that the reproduction of *Gonophysema* is mainly thermally regulated. Thus the maximum temperatures in 20 m depth (14°C) are reached in August and September, when the reproductive activity is at its height; when the reproduction starts the temperature is about 9°C, when it stops about 6°C.

Almost nothing is known about the total number of broods produced by a parasitic copepod during its life-span. The information gathered on the reproduction of *Gonophysema* permits us to give a rough calculation of this number for this species: during the whole breeding season of six months (July to December) or 180 days on an average, every third mature copepod carried eggs. This simply means that the time between two egg-layings of a single individual is 3 times the time required for the development of the eggs. The average time of incubation can be estimated at 25 days (see later); concluding from these facts every individual may carry eggs 180: $(3 \times 25) = 2.4$ times during one breeding season, or every individual may carry eggs 2 or 3 times. Some parasites, however, viz. those which infect the newly settled ascidians in the beginning of the breeding-season may have a chance of breeding 4 or 5 times, as they will probably go through two breeding seasons, while others, e.g. those settling on ascidians of the old generation toward the end of the breeding season, will hardly get any chance of breeding at all. The number of broods in *Gonophysema* is then comparatively much smaller than in Caligids and Lernaean which are mature in the greater part of the year and in which a new

brood follows immediately after the last hatching, and accordingly, the total number of nauplii released during the life-span of a single individual of *Gonophysema* is also much smaller. This may probably be interpreted as an indication that it is comparatively easier for a parasite to infect a sessile animal gathered in large masses, than pelagic fishes.

From observations on parasites in rather newly settled ascidians, the approximate age of which we know, we have estimated that maturation in *Gonophysema* is obtained very early, i.e. when only 3 weeks old.

PRELARVAL DEVELOPMENT

It was not our intention to study the embryonic development of *Gonophysema*; however, we tried to clear up how long time the development of the eggs takes in this species. It is rather complicated to get exact data on this subject because the parasite, together with its egg-sacs, is well hidden in the interior of the ascidian, and because it proved impossible to rear the eggs outside their normal milieu. A special method therefore was employed: those ascidians which from the outside could be seen to harbour one or more parasites were selected, individually marked and stored in a large aquarium with running sea water. Then the tunic of each ascidian was either scratched or cut by a razorblade so thin that every parasite could be seen very distinctly through it. During one and a half months every ascidian was carefully examined under a binocular microscope to see if any of the copepods had laid their eggs. As soon as ovisacs were seen in a parasite, this was noted down. At longer or shorter time after the day of oviposition the ascidians were cut open and the egg-sacs picked out to see how long they had advanced in their development. The results obtained show that a distinct nauplius eye is formed in 15-16 days old embryos, that fully-developed nauplii are present about 18 days after the day of oviposition, and that the nauplii are hatched at an age of 19-20 days. In the last hours before hatching the nauplii move about rather lively inside the egg-membrane. — At a temperature of 6-8°C Heegaard (1947) found that the time of incubation for different species of parasitic copepods (belonging to the Caligidae, Lernaecidae and Lernaepodidae) ranged within an interval of 2 to 4 weeks. Our results are in rather good agreement with those of Heegaard, although our observations were made at a considerably higher temperature (14° C), i.e. a temperature which is only reached during the months of August and September. As an average therefore the time of incubation in *Gonophysema* in its natural habitat will be somewhat higher, say 25 days.

On some sections of developing eggs we accidentally found some mitotic figures, and tried to count the number of chromosomes. We can give no exact number, but it lies very near 30.

LARVAL DEVELOPMENT

During the late summer of 1960 we tried several times to rear the nauplii of *Gonophysema*, not always with a great success. All those egg-sacs which—judging from their pigmentation—appeared to be ripe were picked out from the ascidians and placed in small culture dishes, and kept at a rather constant temperature (about 15°C). The greatest difficulty in rearing the larvae was to avoid a too intense contamination in the culture dishes caused by bacteria and protozoans, and hence the water was first filtered through porcelain-filters, and secondly it was frequently exchanged. A maximum number of nauplii survived it, immediately after hatching, they were pipetted over into another dish. It is a well-known fact that the mortality in larval cultures of parasitic copepods is very high, and in some families it has turned out to be extremely difficult to rear the larvae up to and including the copepodid stage (Heegaard, 1947). This is no doubt due to the difficulty of obtaining favourable conditions for the larvae at the very moment when they need it. The larval development of *Gonophysema* takes place very quickly, and this surely explains why we succeeded in obtaining all stages. — For various reasons we originally thought that the infection was effected by the nauplius, a belief which we unfortunately expressed on several occasions in the first part of this work. It was therefore a surprise to ascertain that the newly hatched nauplii passed through a copepodid, and that a third larval stage, which we have called the onychopodid infests the ascidian.

The nauplius.

The appearance of the *nauplius* is not peculiar on any essential points (text-fig. 2 A). Its body is about 160-170 μ long and 110 μ broad; a distinct, brilliant red nauplius eye is present. In its hindmost part is seen a circular body with a diameter of 25 μ , the primordia of the gonad. The first antenna terminally bears one long and two shorter setae, and close to its base another seta; the exopods of both the second antenna and the mandible are provided with four setae, the endopods with only two. The body ends with laterally haired caudal setae.

We feel sure that only one nauplius stage exists. During the last period of its life the copepodid can be observed in its course of formation inside the naupliar cuticle (pl. II, fig. 6). The swimming-limbs at first appear as leaf-shaped formations which are later provided with setae, and the future tail of the copepodid is distinctly seen through the skin. Such a direct transformation of the nauplius to the copepodid leaving out any intermediary stages has been reported in a few other parasitic copepods with a shortened pelagic life, e.g. in *Lernaeocera* and *Clavella*. The copepodid of *Gonophysema* might burst through the naupliar cuticle as early as 2-3 hours after hatching of the nauplius, but in most cases the nauplius life is somewhat longer, say 5-6 hours (at about 15°C).

The copepodid.

This is of cyclopoid form (text-fig. 2, B) with a total length of about 260 μ (excluding the furcal setae). Its body is divided into a broad cephalothorax which includes the first thoracic segment, and into four free thoracic segments together with an abdominal segment, carrying the furca. The following appendages are attached to the cephalothorax: a pair of antennules, a pair of antennae which are transformed into strong prehensile organs, and the doubtful vestiges of the mandibles; furthermore, a pair of swimming-limbs built by an oblong sympodium and an unjointed endopod and exopod. The first free thoracic segment bears similar swimming-limbs, while the second one is provided with two stout lateral setae only.

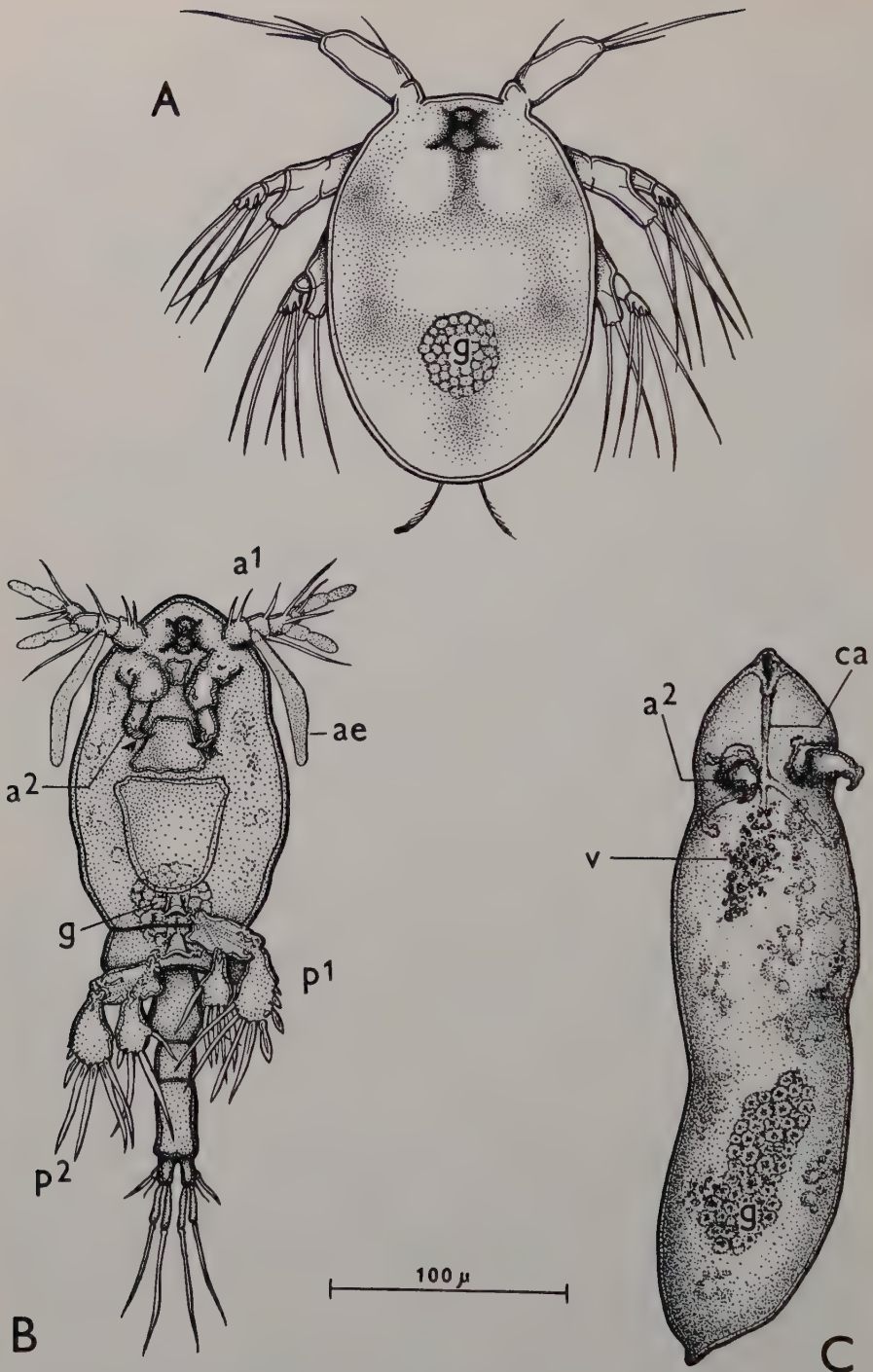
The first pair of antennae are four-jointed, the last joint being somewhat shorter than the other three and inserted on the third joint in such a way that it points a little upwards and forwards. They are richly provided with setae. Furthermore, the three outermost joints each carry one aesthetasc. The innermost—and largest—of these aesthetascs is borne on the dorsal side of the second joint, directed backwards and running along the side of the carapace. The others issue from the dorsal side of the third joint and the tip of the fourth joint respectively, and are of a different shape, being shorter and midway divided into two parts by a constriction.

The second pair of antennae, as said above, is modified into vigorous grasping-organs which are two-jointed, and whose second joint carries a pointed and strongly chitinized hook; between the base of these graspers a triangular chitinous plate is located, and two other plates occupy most of the centre of the ventral side. The median one of these plates possibly represents the labrum; next to this is a pair of hooks which might be interpreted as the vestiges of the mandibles. No mouth-opening was found.

There are two pairs of swimming-limbs, the first of which is inserted on the hindmost part of the cephalothorax; the exopodid of the first pair bears 8 stout setae, 4 of which are plumose, the endopodid bears 6 setae (3 plumose). The second pair is provided with 6 setae (3 of which are plumose) on the exopodid, and 4 (2 plumose) on the endopodid.

The second free thoracic segment bears two stout spines and two fine setae. — The third one is rather short while the fourth segment is elongated. The succeeding (and last) segment is short, and resembles a furca in being divided into two halves, but as these do not issue separately from the fourth segment, but are mutually connected anteriorly, they must necessarily represent a true segment. Each half terminates in two elongated appendages, each of which bears a single strong seta. Do these appendages represent the furca?

On a total preparation of nauplius or copepodid it is easy to form a picture of the structure of the nauplius eye only by changing the focus. As far as we can see, this eye in *Gonophysema* appears in a shape not formerly met with among copepods. The two traditional latero-dorsal pigment-cups are present, but moreover two smaller ones lie in the median plane and ventrally to the first mentioned.



TEXT-FIG. 2. — Larval development of *Gonophysema*.
 A, a newly hatched nauplius. - B, copepodid. - C, onychopodid, ventral view. - a¹, a², first and second antenna. - ae, aesthetasc. - ca, cerebral armature. - g, rudiment of gonad. - p¹, p², first and second swimming-limb. - v, vestiges of eye-pigment.

The foremost of the two median eyes is directed somewhat backward, the hindmost, on the other hand, points a little forward. We discovered no lenses. The two median eyes might possibly have evolved through a division of the originally single ventral pigment cup which in most copepods is a usual component in the nauplius eye. Pedaschenko, however, supposes a dual origin of the ventral pigment cup, which he thinks is the result of a fusion of a pair of ventral eyes. But as he believes that they were symmetrical the ventral eyes of *Gonophysema* might hardly be interpreted as their equivalents.

The nauplius and the copepodid form the only pelagic stages in the life of *Gonophysema*. We know that the very same copepodid which emerged from the nauplius attaches to an ascidian and begins its metamorphosis to the parasitic stage. It is possible to keep the copepodids alive for up to two days, but, on the other hand, we have observed how copepodids only 5-6 hours old are able to attach to the ascidian skin. This involves that the free larval period in some cases will last for only 7-8 hours. Already from the beginning of our study we supposed that the larval life of *Gonophysema* was shortened, and this has now been confirmed. By way of comparison most other parasitic copepods have a much longer larval period, *Caligus curtus* for instance about 4 days, *Lernaeocera branchialis* about 3 days. Only the Lernaeopodids, exemplified by *Achtheres* and *Clavella*, have suppressed their larval life considerably, as they either hatch in the copepodid stage or as a degenerate nauplius (pseudonauplius). We have observed that the nauplii of *Gonophysema* often do not hatch until at a far advanced stage when the swimming-limbs of the future copepodid are already formed within the nauplius skin.

The copepodids are less attracted by light than the nauplii, and especially older copepodids keep to the bottom, jumping about there in a curious manner supporting on their first and second antennae and with the body kept nearly vertically. One gets the impression that they are examining the substratum by means of the aesthetascs. These jumping movements are now and then interrupted by rapid excursions into the water. It is evident that the larvae are searching for a favourable substratum.

The onychopodid.

On several occasions we have observed the settlement of the copepodid on an ascidian and its metamorphosis to the next stage, the onychopodid (text-fig. 2, C, pl. II, figs. 8, 10). Particularly in September and October, when the reproduction of *Gonophysema* has reached its maximum all phases of this process can be followed. Our direct observations were supplemented by experiments: in order to induce the metamorphosis a small part of ascidian tissue was placed in a dish containing some copepodids; after a short time these show a perceptible interest in the tissue, attach themselves to it with their prehensile organs, and initiate the final ecdysis; the new stage is a simply built sac, and as regards appendages, it is only provided with a single pair of grasping organs which is identical with the

second pair of antennae of the copepodid. By means of these the onychopodid attaches itself to the ascidian skin, and with its conical head-part in front pierces its way through the epithelium of the ascidian and into the underlying mesenchymous tissue, leaving behind the empty copepodid cuticle on the outside; it now performs a slow wanderings about along the blood sinuses by undulating movements of the body and by handing on to the wall of the sinuses by means of its prehensile appendages. The onychopodids are easy to perceive due to their concentrated amount of pigment which stands out clearly against the hyaline skin of the ascidian, and their movements can be directly observed through the skin. They may especially be found in a surprising number wandering about very close to already advanced parasites or among the ramification of these. We also very often observed how some of them crawled into the atrium of younger parasites, up through their spermoducts, and finally took a seat in the testicular vesicle, in which according to our former description the male genitalia are placed. It soon became evident that we had to alter our previous perception of the sexual nature of *Gonophysema*; at the same time many obscurities in the structure of the male apparatus in *Gonophysema* found their explanation. We shall later give a more detailed account, and for the time being revert to those onychopodids which proceed in their development lying enclosed in the vascular tissue of the ascidian. In order to examine these organisms thoroughly they must be dissected out and placed in lactic-acid. There is seen an elongated and cylindrical body which is somewhat pointed at both ends. Of the original shape of the copepodid nothing is left except the second pair of antennae. As the onychopodid is very transparent all its interior may be discerned in detail. In the foremost part is seen a straight chitinous rod running from the apex to a level, a little behind the antennae, and which gives off two lateral branches (pl. II, figs. 8, 9). While the straight rod lies dorsally, the distal parts of the two branches run in a ventral direction and terminate close to the underside of the organism. This cephalic armature surely serves as an attachment for the musculature moving the antennae. The next feature which attracts the attention is a large and diffuse, reddish accumulation of pigment just behind the graspers. This is what is left of the nauplius eye of the copepodid which in addition to having disintegrated has migrated backwards from a preantennal to a postantennal position. We have followed this successive process of disintegration of the original well-defined brilliant eye in the just metamorphosed copepodid through all its stages. Under favourable conditions is seen an irregular body of cells in the hindmost third of the body which in histological sections is recognized as the developing gonad (*cp.* also Pl. I, fig. 5, g). The onychopodid is richly provided with brown pigment cells and orange oil-droplets.

After having moved about in the vascular tissue of the ascidian for a while it finally settles just below the epithelium of the peribranchial cavity with its dorsal side turned against this epithelium. Our previous perception of the orientation of *Gonophysema* in the ascidian (see part I, p. 162) has in this way been satisfactorily confirmed.

POSTLARVAL DEVELOPMENT

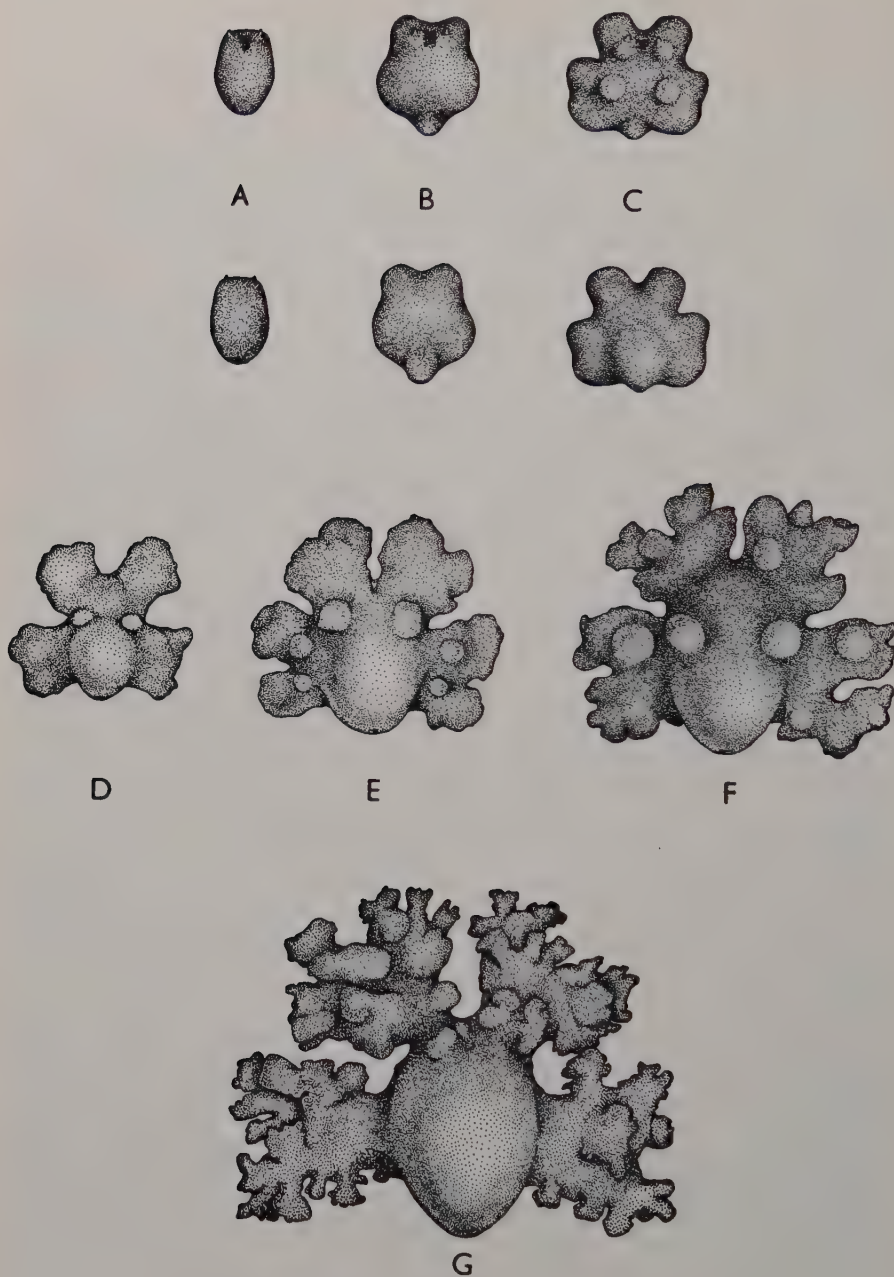
Morphogenesis.

A successive series of morphological changes now transforms the appearance of the onychopodid into that of the adult parasite. At first no apparent growth takes place, but the young *Gonophysema* rounds off its cylindrical body and acquires a shape like a nauplius deprived of its appendages. This striking similarity both in shape and size with that of the nauplius made us at first suppose that it was the nauplius which penetrated the ascidian and was subsequently transformed into this stage. It is pictured in text-fig. 3, A, both from its ventral and dorsal side. The stage is about 200 μ long and 140 μ wide. The grasping organs have been somewhat truncated, and the eye pigment is even more diffuse than was earlier the case. What is not seen from the picture but what can be made out in a lactic-acetic preparation is the cerebral armature, of which, however, only the central rod is left. We have no evidence of any ecdysis between the onychopodid and the stage just described, and as a matter of fact we are inclined to believe that there are only two ecdyses in the whole life of *Gonophysema*, namely those separating the three larval stages.

What next happens is a lively ramification of the young parasite. This is, however, not uncontrolled, but follows a strict pattern. For the sake of succinctness we have pictured a number of especially illustrative stages during this process but it must be kept in mind that in consequence of the loss of ecdyses there are no sharp transitions in the future development of the parasite.

The stage in text-fig. 3, B is still longer than wide; vestiges of antennae and the nauplius eye are still present. A depression has been formed between the antennae due to a forward growth of the anterior corners. At the opposite pole the genital cone is under formation.

Stage 3, C visualizes the fundamental building of the future parasite. The central area of the dorsal side is occupied by the developing genital cone; four other outgrowths are distinguishable: one on each side of the genital cone, and two anteriorly. In later stages these grow further out, forming primary stems that are richly ramified (text-fig. 3, D-G). On the ventral side two pairs of outpouchings of the wall are formed, which will later grow in a ventral direction and become further ramified, although they never reach the size of the above primary stems. Length and width of this stage are identical (about 350 μ). The eye pigment has been dispersed along the forward edge of the stage. Vestiges of the antennae are still visible but they normally disappear in the following stages, while the rod of the cerebral armature is retained throughout the life of the parasite. — In text-fig. 3, G is shown an almost ripe stage, in which all the interior organs are developed. A little more advanced stages may carry the first egg-sacs.



TEXT-FIG. 3. — Morphogenesis of the post-larval *Gonophysema*.
 A, B and C, show three successive stages viewed from the dorsal side (lower row) and ventral side (upper row); the other seen from the dorsal side. - Vestiges of eye pigment and second pair of antennae are seen in the youngest stages.

Organogenesis.

In order to give a full account of the development of *Gonophysema* we have sectioned about a hundred stages in all sizes. Most of these immature stages were collected during the spring of 1960 in a locality with heavily infested ascidians. The ascidians were fixed in Bouin's fluid, and after a few days of fixation they were transferred to 70 % alcohol. They were then dissected, and the desired stages were cut out together with a surrounding piece of the tissue of the ascidian. The length and width and the appearance of each stage destined for sectioning were noted down, and after that sections were made either transversally or sagittally, 5 μ or 6 μ thick. As a favourite stain iron haematoxylin and eosin was used.

The organs whose development will be described in the following are: Female genital organs, consisting of the *ovary*, the *cement glands*, and the *receptaculum seminis*; the *testicular vesicle*; the *atrium* with the *atrial gland* (see also part I).

In the first place we shall study the histological picture offered by the onychopodid after it has been sectioned. A well defined epithelium is present under the chitinous layer. In the head short muscles run to the curved 2nd pair of antennae. The elongate, ovoid gonad anlage occupies almost completely the hindmost third of the animal. Pigment cells and big oil droplets are evenly distributed in the body, whereas a collection of mesenchymal cells are situated near the middle of the animal. The structure of the nauplius eye in this last larval stage undergoes a complete decomposition, and in this connexion it can be mentioned that also the nervous system disappears. A collection of small round cells in the anteriormost ventral part of this stage which surround a mass of fibrillary structure can be interpreted as a doubtful rest of it.

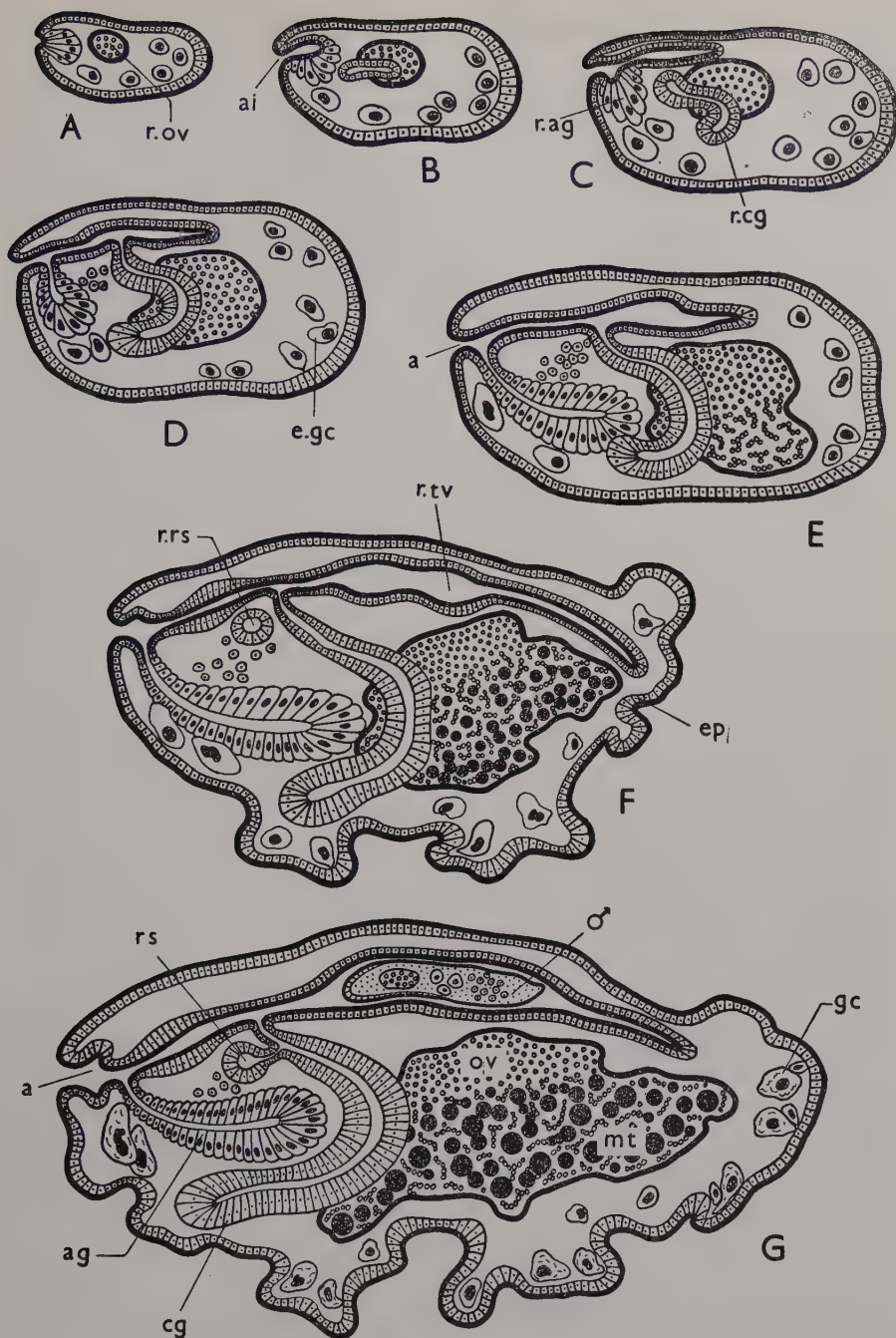
The stage figured in text-fig. 4 A in sagittal section and in fig. 1, pl. I in transversal section is about 200 μ long and accordingly corresponds to the stage in text-fig. 3 A. In the hindmost part the rudiment of the ovary stands out as a heavily stained mass of cells, lying close to the posterior and dorsal epithelial lining. Lateral and anterior to the ovary is a wide space, where large mesenchymal cells form an irregular layer along the epithelium. In this and in succeeding stages a lacuna in the ovarial mass can be distinguished, the significance of which is obscure. Furthermore, a first indication of what will happen later to the epithelial cells in the hindmost pole of the body is often seen: these cells extend inward till they almost touch the future ovary; they will soon invaginate (text-fig. 4 B), carrying the chitinous lining with them; the invagination pore becomes the later atrial opening, and the exterior part of the invagination becomes the atrium. The invagination which lies in the exact midline of the body is rapidly deepened and wedges in between the ovary and the dorsal epithelium, in other words, it occupies a dorsal position proportional to the ovary (text-fig. 4 C, D, pl. I, fig. 2). In transversal section this invagination is seen to have a somewhat flattened lumen (a, pl. I, fig. 3).

In stages between 250-500 μ there is a forward migration of the ovary, and at the same time the female genital organs are elaborated: the cells in each lateral portion of the ovarial mass gather to form a short canal with a narrow lumen. With its medial portion each canal adheres closely to the ovary. The canals—the later cement glands—soon acquire a high epithelium of elongated cells, and simultaneously with being prolonged they become winding and approach the atrium with their one end. Both cement glands at last coalesce with the atrium in stages of a length of about 500 μ . Their original connexion with the ovary mass is retained throughout life, since their middlemost portion always adheres to the lateral side of the ovary; this is evident by comparing fig. 3, pl. I, with fig. 5, pl. II, in our first paper.

The later development of the ovary will now be briefly mentioned. At the same time as the cement glands have obtained their final course a distinct furcation into a left and a right half of the originally undivided ovary mass has occurred. The furcation is further deepened, and the small oogonies in the ventral and foremost part of the ovary are arranged in chains which are prolonged by constant proliferation, whereby the ovary is extended in a lateral and a ventral direction thereby forming that portion of the ovary which we have called the maturation organ. The basal membrane which has hitherto surrounded the ovary now continues round the maturation portion, and there is thus only an indistinct transition between this and the germinal portion of the ovary. Part of the oocytes grow so quickly that apparently ripe eggs are already present in stages of a length of 1000 μ , while others—and the greater part—do not grow.

An organ which in the adult parasite occupies only a small space is the atrial gland (part I, p. 164, text-fig. 4, Ag). It is very peculiar therefore that this gland is formed very early during the organogenesis, and that at a certain time during this it becomes almost the most dominating organ in the young parasite. The beginning of the atrial gland is seen already in individuals of a length of 250 μ as a thickening of the ventral epithelium of the newly formed atrium (r.ag, text-fig. 4, B, C). In this place the atrium forms a depression, and the epithelium acquires the shape of a tube—the lumen of the later atrial gland—which, as described in the anatomical part, opens near the mouth of the atrium. The gland itself bends forward and borders close on the posterior wall of the ovary. At an early stage some of the big mesenchymal cells accumulate on either side of the atrial gland, and most probably it is just these which we find again in the adult as a pair of giant-cell complexes attached to the atrial gland. — Later on when the parasite is fully mature, the atrial gland degenerates, and its volume diminishes considerably, at the same time as the epithelial cells show distinct signs of degeneration. It must therefore be supposed that the gland at the younger stages of the parasite fulfils a special and important function and that in the mature parasite it is only present as a vestige—possibly without any function.

Between the atrial gland, the atrium, and the ovary a diffuse cell material consisting of indistinctly defined cells is seen at a rather early stage. It is difficult to say anything definite about



TEXT-FIG. 4. — Semi-schematic representation of the organogenesis of the post-larval *Gonophysema*. Median sections.

a, atrium. - ag, atrial gland. - ai, atrial invagination. -cg, cement gland.
 - e.gc, embryonic giant cells. - ep, epidermis. - gc, giant cells. - mt, maturation portion of the ovary. - ov, ovary. - rs, receptaculum seminis.
 - r.ag, rudiment of atrial gland. - r.cg, rudiment of cement gland. - r.ov, rudiment of ovary. - r.rs, rudiment of receptaculum seminis. - r.tv, rudiment of testicular vesicle.

Note a male in the testicular vesicle of the stage figured in G.

their origin, but already at the earliest stages we believe to have recognized these cells between the hind wall of the ovary and the epithelium. Among these cells the receptaculum seminis arises, although we have not been able to decide with certainty how this organ is formed and what rôle these cells play in that respect. We are however of the opinion that the receptaculum seminis arises as a transverse fissure which only at a later stage communicates with the two cement glands, a way of formation which is not analogous to that in which the receptaculum seminis is developed in *Lernaeocera branchialis*. According to Pedascenko the receptaculum seminis is here formed by a fusion of the two ectodermal invaginations which later develop to the vulvae. Since it seems to be difficult to solve this question in *Gonophysema* we dare not say anything definite in favour of our view; incidentally, it may be possible that the receptaculum seminis arises in different ways in two so widely separated species as *Gonophysema* and *Lernaeocera*. — Shortly after its formation and before the connexion with the cement glands is established, the receptaculum seminis contains an eosinophilous substance, and it may therefore be more probable that this content (in which the sperm-cells are later imbedded) is a secretion of the epithelium of the organ itself rather than—as we originally maintained (part I, p. 170) a secretion originating from the testicular organ.

We have not yet finished the discussion of the atrium. As said above, this arises as an ectodermal invagination from the hindmost pole of the young parasite, and this is formed at a very early stage during the organogenesis. The atrial gland arises near the opening. The invagination continues quickly anteriorly and in stages of 400-500 μ , it has reached a level near the middle of the ovary. At this time the cement glands and the atrium coalesce. The invagination continues, and in the nearly mature animals it runs through the genital cone in its entire length (text-fig. 4 F, pl. I, fig. 4). The part between the aperture and the openings of the cement glands we have called the *atrium*. The portion anterior to the atrium develops to the spaces which will later contain the male germinal epithelium. — We previously thought that this foremost section arose as an independent fissure inside the animal, and later on was connected with the atrium, but the study of numerous section series have however convinced us that the *entire median longitudinal fissure which begins at the pore of the genital cone and ends in the testicular organ of the adult Gonophysema, is of ectodermal origin and everywhere covered by chitin.*

The sexual nature of *Gonophysema*.

In our previous account of the male reproductive organs of *Gonophysema* we described these as consisting of an unpaired *spermoduct* which posteriorly opens into the foremost part of the atrium, while anteriorly it communicated with a so-called *testicular vesicle* which contains the germinal epithelium, surrounded by acellular membranes which adhere to the wall of the testicular vesicle, and which anteriorly continues into the glandular testicular organ. Such division into three portions of the above mentioned median longi-

tudinal fissure is indicated already in stages of a length of 1 000-1 200 μ ; just behind the atrium the tube is very narrow (later the spermoduct) then it widens to a vesicle (later the testicular vesicle), and finally it ends in a long thin and blind fissure (later the testicular organ), see text-fig. 4, F and pl. I, fig. 4.

In principle the young parasite now has exactly the same structure as the adult. The ovary and the cement glands are in vivid activity, fully ripe eggs are present in the maturation portion, the spermoduct and the male annexe organs have been formed. Only the male germinal epithelium is missing.

How this epithelium arose was to us for a long time an unsolved problem. It should be possible to distinguish this epithelium at an early stage, but we did not succeed in doing so. In our section series it always appeared very suddenly at stages between 1 200 μ and 1 500 μ , and was then always situated in the anlage to the testicular vesicle. After having ascertained that the anlages to spermoduct, testicular vesicle and-organ were ectodermal and covered by chitin, the mystery was still greater. For there seemed only to be two alternatives, either the testes developed from the epithelium of the testicular vesicle, thus being of ectodermal origin—which seemed to be absurd—or the germinal epithelium had to penetrate this epithelium and the chitinous cover in order to assume its final position which must be considered equally improbable. We therefore had to consider a third possibility, and we gradually arrived at the view that the male reproductive cells came to the young parasite from the outside. We can now confirm that this is the case, and that the *young parasitic Gonophysema is invaded by one or several onychopodids which after having penetrated the epithelium of the ascidian invade the atrium and the spermoduct, and finally place themselves in the testicular vesicle and undergo such vigorous reduction that almost only the gonad is retained.*

That this is actually the case was evidenced for the first time by a sagittal section series of a young *Gonophysema* which shows a foreign organism in the permanent testicular vesicle (pl. I, fig. 5). Later on we have repeatedly in living material observed the migration of the onychopodids through the atrium and the spermoduct to the testicular vesicle. This is very clearly seen in living material—generally *in situ* in the tissue of the ascidian—since the duct leading into the testicular vesicle is situated very superficially in the dorsal midline of the animal only covered by the extremely thin epithelium of the peribranchial cavity. The atrium and the spermoduct are so narrow that the onychopodid can penetrate it only with the greatest difficulty, but after it has reached the testicular vesicle it becomes more active, and it crawls about in order to assume its final position there. The atrium and the spermoduct are penetrated partly by adhering to the wall with the claws, partly by winding its way ahead. The position of the onychopodid here can be ascertained either by direct observation through a binocular microscope or—better—by careful dissection of the testicular vesicle. The result of its activity in the vesicle is that *it has turned 180° and now lies with the cephalic portion directed towards the atrium of the female.* In Pl. I, fig. 5, the onychopodid has reached the testicular vesicle, but has not yet

turned, this has however happened in pl. II, fig. 11, where the future male lies with its head pointing towards the spermoduct (and the atrium). Both pictures show the presence of only a single male, but in the majority of cases the female parasite is invaded by 3-4 onychopodids. It is not rare to see several onychopodids invade a female at the same time, *e.g.* so that one or two crawl about in the testicular vesicle, a third is on its way through the spermoduct, while a fourth is about to enter the atrium. Maximally we have observed seven onychopodids having found their way into a single female, and pl. II, fig. 7 shows seven males after they have assumed their final position, *viz.* lying with the head pointing towards the atrium of the female. All these features give the explanation of the very remarkable structure of the "testicle" in *Gonophysema* as we described it in part I. We found at that time that the testicular vesicle contained several separate chambers, each consisting of a separate testicular epithelium surrounded by acellular membranes. In our section series we observed at most four chambers of this kind, while three seemed to be the normal number. It is now obvious that each of these chambers represents a male; that we could not at that time interpret them as such was due to the fact that the onychopodids had been further reduced inside the testicular vesicle. The first step in the degeneration occurs when they have found their final position, *i.e.* after they have placed themselves as shown in pl. II, fig. 11. The whole pigmented hind body then swells and assumes a spherical shape while a gigantic vacuole is formed inside the body, and the cephalic part—recognizable by the presence of the cephalic armature and the two claws—projects as an appendix from the rest of the body (pl. II, fig. 7). The pigment cells, partly deriving from the eye pigment, are evenly distributed under the epithelium of the body (to be seen in part I, pl. III, figs. 12 and 13) which however soon loses its histological structure, and appears as a thin membrane without demonstrable cellular elements. Nor can the chitin now be demonstrated round the body, although it is still present round the cephalic appendage, which in histological sections appear to be strongly chitinized. Besides the said pigment cells—the presence of which makes the testicular vesicle always easily recognizable—the only regular histological structures are the testes. Before the above mentioned degeneration of the body of the onychopodids commences the testicle is situated in the posteriormost part of its body (see pl. I, fig. 5) as a well defined ovoid cell mass, 40-50 μ in length. During the later transformation of the onychopodid to a mature male inside the body of the female the testicular mass now migrates forward in the body, becomes surrounded almost on all sides by the big internal vacuole and is only attached to the "body wall" in the place where the globular body continues into the cephalic part. Cranially a few smaller cavities are developed in the testicular mass, into which the ripe sperm is discharged. In part I, pl. III, figs. 12 and 13 we see longitudinal and transverse sections through these structures, the interpretation of which we did not at all understand at that time. Where two males—as in pl. III, fig. 13—contact each other the separating membrane (*me*) is naturally double, but it is single where the male touches the epithelium of the testicular vesicle. This structure, outlined above, is retained throughout the life of the males.

If a testicular vesicle with mature males is dissected out—a process which is very easy with a little training—the sperm-cells with a slight pressure of the cover slip can be released from the vesicle in which they lie. They now appear to be elongate, needle-shaped bodies, while during their stay in the collecting vesicles they lay bent in all directions (see part I, pl. IV, fig. 21). Their total length is 100 μ . Since we did not use special methods we cannot say anything definite about their finer structure.

A problem which has puzzled us much is how the sperms are evacuated from the spaces where they are kept. We have previously pointed out that a fine canal issuing from these chambers can be followed in the section series; this canal after a complicated course ends in what has proved to be the most anterior part of the male, but unfortunately, we have not been able to clarify these features. The orientation of the males in the testicular vesicle however indicates that the sperm leaves the body through the head. If this proves to be correct it is however not an exceptional case: In the males of the parasitic copepod *Rhizorhina ampeliscae* the testes, according to Hansen's view, communicates with the surroundings through two tubes which are united anteriorly and which leave the male through its anterior point. — In another parasitic copepod *Ophioika asymmetrica* in which the males sit half buried into the body of the female, it is a problem—as in *Gonophysema*—how the sperm is evacuated, since only the vasa deferentia, but no gonopores, have been observed. Pyefinch (1940) summed up the different possibilities of the transfer of the sperm, and he is most inclined to believe that genital pores are formed just when the spermatophores are ready to be discharged.

Finally, the differentiation of the testicular organ should be mentioned. As will be remembered we find the anlage to this organ as the bottom of the tube invaginated from the ectoderm, and in all essential points it has the same histological structure as the other parts of this tube (spermoduct and testicular vesicle). The anlage to the testicular organ is *e.g.* seen in the sagittal sections figs. 4 and 5, pl. I. After the dwarf males have established themselves in the testicular vesicle—never before this has taken place—its epithelium becomes considerably vacuolized. The epithelial cells seem to be in vivid activity and probably discharge a secretion into the lumen of the testicular vesicle. Whether this secretion is of any importance for the transportation of the sperms to the receptaculum seminis, a possibility which we have previously mentioned (part I, p. 170), or whether the testicular organ is a nutrition organ for the males we are not able to decide.

DISCUSSION

The first aim of our investigation on the organogenesis of *Gonophysema* was to throw light on the origin of hermaphroditism in this copepod. We found however that *Gonophysema* was not a genuine hermaphrodite, but that the testicle which we had previously described actually was one, or, as a rule, several very transformed

males which inhabit a cavity deep in the body of the female. As we attempted in our first paper to compare *Gonophysema* with another parasitic copepod, *Xenocoeloma*, which is held to be hermaphroditic, and thereby found anatomical similarities between the two species it is evident that the results of our new investigations will be of importance either for our interpretation of the anatomy of *Xenocoeloma* and *Gonophysema*, or for the concept of *Xenocoeloma* as a hermaphrodite. In other words: If we maintain our view that *Xenocoeloma* and *Gonophysema* are nearly related, hermaphroditism in the former seems to be doubtful. On the other hand, if we accept *Xenocoeloma* as a genuine hermaphrodite it must be placed systematically very distant from *Gonophysema*. The most important anatomical similarities between *Xenocoeloma* and *Gonophysema* can be summarized as follows: The egg stalks issue from a single median opening, the presence of an atrium, no oviducts, no intestinal system, and what is very important: the male and female reproductive organs are widely separated. We also compared another interesting parasitic copepod, *Aphanodomus terebellae* (Levinsen) with *Xenocoeloma* and supposed that this too was hermaphroditic. We hope to be able to describe the anatomy of *Aphanodomus* in detail in a later paper, but we can state already now that section series of an older material of this copepod clearly show the presence of male reproductive organs.

Is the male reproductive organ in these two genera of the same nature as in *Gonophysema*? Although we do not wish at present to set forth a categorical opinion there is reason to believe that this is the case. Caullery and Mesnil themselves pointed out that *Xenocoeloma*'s form of hermaphroditism was exceptional within the Crustacea, because the male and female reproductive organs developed from quite different and mutually independent anlagen. In all other cases of hermaphroditism reported in the crustaceans this is developed through a differentiation of a common anlage into male and female parts (e.g. cirripeds, decapods as e.g. *Pandalus*, *Lysmata*, *Calocaris*, etc.). Although the organogenesis of *Xenocoeloma* has not yet been sufficiently thoroughly studied Caullery and Mesnil's investigations have however revealed a direct connexion in young individuals between the atrium and the vesicle in which the testicle is later found, a connexion which disappears after the formation of the testicle. It might be suggested that we have here a homologue to the spermoduct of *Gonophysema*. While the spermoduct is of importance for the transportation of the sperm in *Gonophysema* it is superfluous in *Xenocoeloma* because the testicle has obtained direct communication with the receptaculum seminis (see part I, p. 178). The existence of a direct communication between the testicular vesicle and the surroundings at an early stage of the development of *Xenocoeloma* may just find its explanation by assuming that the testicle here is developed in the same way as in *Gonophysema*. On the other hand, it must be admitted that the fig. (XX) in Caullery and Mesnil's paper which shows the differentiation of the spermiogonies from the testicular vesicle ("la fente testiculaire") is rather convincing. All these features are far from being clarified, and it is to be hoped that a thorough investigation of the organogenesis of *Xenocoeloma* (or *Aphanodomus*) will be made so that the abovementioned problems can be solved.

By its anatomical structure and special biological adaptations *Gonophysema* has given a new and striking evidence of the strong evolutionary potentiality of the parasitic copepods. The study of this group reveals more and more surprising forms, we need only mention the Monstrilloids and their complicated life cycle, or the internal parasites *Xenocoeloma* and *Sarcotaces*. *Gonophysema* also belongs to the few internal parasitic copepods and consequently has been subjected to rather exceptional anatomical degenerations; this copepod is particularly interesting on account of the relation of the males to the female. In Lernaepodids, Chondracanthids, and Herpyllobiids for instance—to mention only a few scattered examples—the very small and reduced males are situated near the genital openings of the female, leading a kind of semi-parasitic existence. A number of other semi-parasitic or parasitic copepods have more or less reduced males, and there is on the whole a clear tendency to a strengthening of the dependence between males and females in case of a pronounced parasitism—especially if it results in a sessile life; this generally involves dwarfish growth of the males (*cp.* the parasitic isopods, *Trypetesa lampas*, Ascothoracids and the parasitic gastropods *Entoconcha* and *Enterocolax*). In *Gonophysema* this male-female interdependence stands at a far more developed level than in the abovementioned three families, since the males have become internal inhabitants of the internally parasitizing female, and the transfer of sperm has also become internal. A development in the same direction—though belonging to a quite different phylogenetic branch—is shown by the abovementioned *Ophioika* which parasitizes brittle stars, and in which the males have grown halfway into the body of the female, but where fertilization is however still external. We have previously maintained (part I, p. 179) that “*Gonophysema* must occupy a lower phylogenetic rank than *Xenocoeloma*”. If this be correct it agrees well with the fact that not even dwarf males can be demonstrated in the adult *Xenocoeloma*, at any rate not in a form hitherto known (*cp.* the above discussion of the relationship between *Gonophysema* and *Xenocoeloma*). As an interesting parallel to the peculiar relation between male and female in *Gonophysema* it can be mentioned that Ischikawa and Yanagimachi have shown that the testes in *Peltogasterella socialis* which was previously held to be the parasite's own testis was in reality formed by the invasion of cypris larvae (previously supposed to be complementary males, Reinhard, 1942) into the female individual and is transformed into a testicle. It is interesting to compare fig. 2 in the paper of the two Japanese authors with pl. I, fig. 5 in the present paper.

We have touched upon another interesting problem which does not seem to have been investigated in detail in the copepods, *viz.* the sex determination. In *Gonophysema* we apparently have a last common larval form for males and females, no histological difference can at any rate be demonstrated between the onychopodids which develop in female or in male direction. Sixty years ago Malaquin supplied evidence that at any rate the sex of the Monstrilloids is determined by the ratio between the number of hosts and parasites: if there is more than one parasite in each host the parasites will develop into males, whereas an isolated parasite in a host develops into a female. Also in freeliving copepods (*Acanthocyclops viridis*)

it has been shown that the sex determination is influenced by external factors, in this case temperature, amount of food etc. (Metzler, 1957). Without giving any evidence Heegaard (1947) assumes that substances from female parasitic copepods cause that copepodid larvae are transformed to males, while larvae which are not subjected to this influence develop into females. Something of the same might occur in *Gonophysema*. In the first place it is obvious that young female individuals are very attractive to the onychopodids which crawl about in the lymph of the ascidian. This is simply necessary, as it seems, when every female—as it has appeared—as a rule is sought by 3-4 onychopodids, and besides it would be impossible to explain the concentration of onychopodids which are found in the vicinity of these young females; we have thus seen upwards of 7-8 larvae crawling slowly about between the ramifications in a young female. We became aware, at an early stage of our investigation, of the peculiar tendency of the parasites to collect in groups instead of being more evenly distributed, and very often a number of smaller individuals was seen sitting among the ramifications of the older ones. Our observations can easily be explained if we suppose that of the onychopodids which collect round a female a number will invade her by chance and develop into males, while the remaining part is prevented from doing so for some reason or other, and will develop into females in the tissue of the ascidian. Unfortunately, we cannot prove experimentally that the sex determination in *Gonophysema* is not genetically determined, since this problem did not turn up until at the time when it was impossible for us to procure sufficient material, but we are of opinion that just this copepod would be especially suitable for such experimental work.

*
**

By a mistake which we regret a diagnosis of the new species was not given in part I, and it is therefore given below.

Gonophysema gullmarensis

The surface covered by richly branched diverticles except on a dorsal area of a subconical form perforated by an apical slit from which the two ovisacs issue. Vestiges of the second pair of antennae are the only appendages left. No intestine. No oviducts. The very reduced dwarf-males lying deeply in the body of the female, included within an ectodermal invagination. Internal parasite in Asciidiella (Tunicata).

Acknowledgments

Both authors wish to extend our warmest thanks to Bertil Swedmark, D. Sc., Director of Kristineberg Zoological Station, for the interest which he has shown our work and for the help given us at the Station both by collecting the material and by supplying the

best working facilities. For valuable discussion we wish to thank Prof. Dr. K.G. Wingstrand, the Institute for Comparative Anatomy of the University of Copenhagen. One of us (José Bresciani) has received a travelling scholarship from the Japetus Steenstrup Foundation and a grant from Universitetets Rejselegat for unge Videnskabsmænd, which have been of essential importance for carrying through the investigation. We would also like to thank Dr. Helge Volsøe, Director of the Zoological Museum, Copenhagen, for valuable assistance. At last we wish to express our thanks to Mrs. Agnete Volsøe for translating and correcting the English text.

REFERENCES

- AURIVILLIUS, C.W.S., 1883. — Bidrag till Kännedomen om Krustaceer, som lefva hos Mollusker och Tunikater. Dissertation. Stockholm. (In Swedish).
- BRESCIANI, J., and LÜTZEN, J., 1960. — *Gonophysema gullmarensis* (Copepoda parasitica). An anatomical and biological study of an endoparasite living in the ascidian *Ascidella aspersa*. I. Anatomy. *Cah. Biol. Mar.*, 1, 1, pp. 157-184, 8 text-figs, 7 pls.
- CAULLERY, M., and MESNIL, F., 1919. — *Xenocoeloma brumpti* C. et M. Copépode parasite de *Polycirrus arenivorus*. *Bull. Biol. France Belg.*, 53, pp. 161-233, text-figs, 4 pls.
- HANSEN, H.J., 1892. — *Rhizorhina ampeliscæ*, n. gen., n. sp. En ny til Herpyllobiidae, n. fam., horende Copepod, snyltende paa *Amp. laevigata* Lilljb. *Entom. Medd.*, 3, pp. 207-233, pl. (In Danish).
- HEEGARD, P., 1947. — Contribution to the Phylogeny of the Arthropods. Copepoda. *Spolia Zool. Mus. Hauniensis*, VIII, Copenhagen.
- HUUS, J., 1937. — Tunicata. *Handb. Zool. Kükenthal u. Krumbach*, 5, part. 2.
- ISCHIKAWA, A., and YANAGIMACHI, R., 1957. — The sexual nature of a Rhizocephalan, *Peltogasterella socialis*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, ser. VI, Zool., 13, pp. 384-389, text-figs.
- MALACQUIN, A., 1901. — Le Parasitisme Évolutif des Monstrillides. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, Ser. 3, 9, pp. 81-232, pls. 2-8.
- METZLER, 1957. — *Zool. Jahrb. Physiol.*, 67.
- MILLAR, R.H., 1952. — The annual growth and reproductive cycle in four ascidians. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 31, pp. 41-61, 11 text-figs.
- PEDASCHENKO, D., 1898. — Development of the embryo and metamorphosis of *Lernæa branchialis*. *Trav. Soc. Imp. Nat. St. Petersb.*, sect. Zool. Phys., 26, no. 7, pp. 1-307, pls. I-VI.
- PYEFINCH, K.A., 1940. — The anatomy of *Ophioika assymetrica*, sp. n., a copepod endoparasitic in an Ophiuroid. *J. Linn. Soc. London.*, 41, pp. 1-19, 12 text-figs.
- REINHARD, E.G., 1942. — The reproductive role of the complementary males of *Peltogaster*. *J. Morph.*, 70, pp. 389-402, pls.
- SPARCK, R., 1950. — Sækdyr (Tunicata). In Bræstrup et al.: *Vort Lands Dyreliv*, 2, København. (In Danish).
- THORELL, T., 1859. — Bidrag till Kännedomen om Krustaceer som lefva i arter af slägtet *Ascidia* L. *Kungl. Vet. Akad. Handl.*, 3, no. 8, pp. 1-84, 14 pls. (In Swedish).

PLATES

ABBREVIATIONS

a, atrium.
a², second pair of antennae.
ag, atrial gland.
ca, cephalic armature.
e, epidermis of the ascidian.
e.gc, embryonic giant cells.
g, gonad of the male.
mt, maturation portion of ovary.
ou, os uteri.

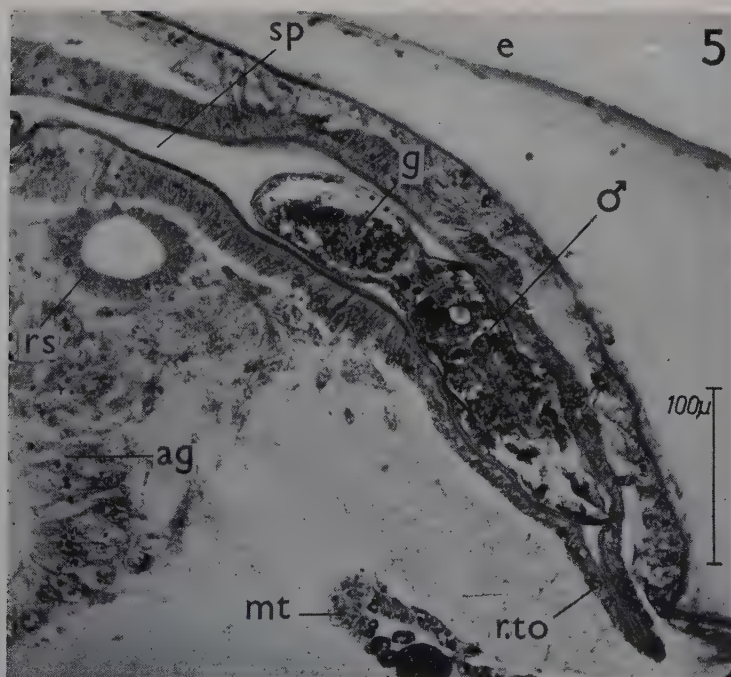
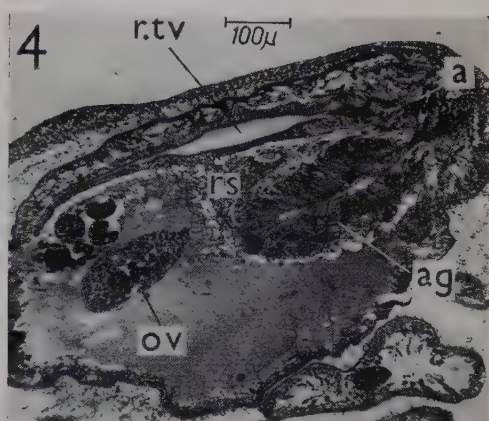
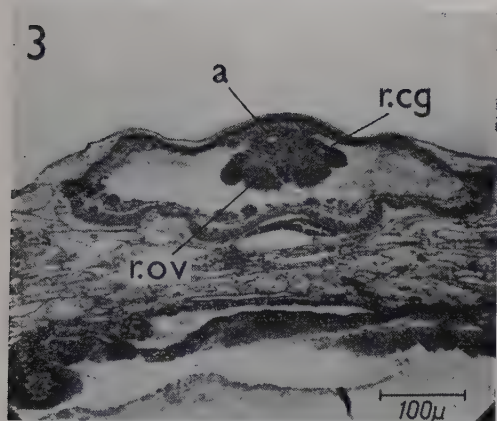
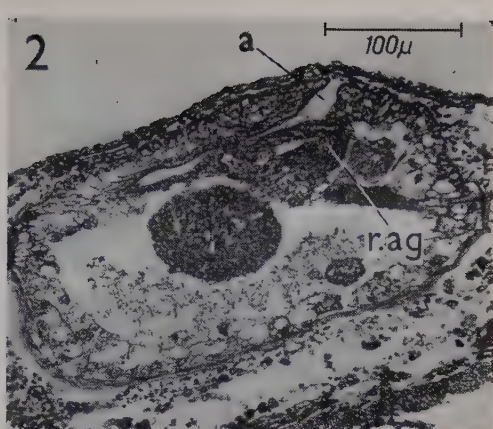
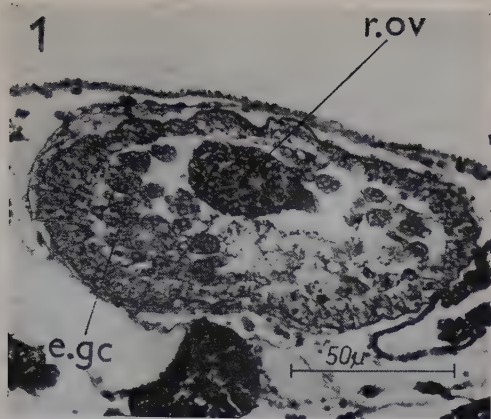
ov, ovary.
r.ag, rudiment of atrial gland.
r.cg, rudiment of cement gland.
r.ov, rudiment of ovary.
r.to, rudiment of testicular organ.
r.tv, rudiment of testicular vesicle.
rs, receptaculum seminis.
sp, spermoduct.
tv, testicular vesicle.

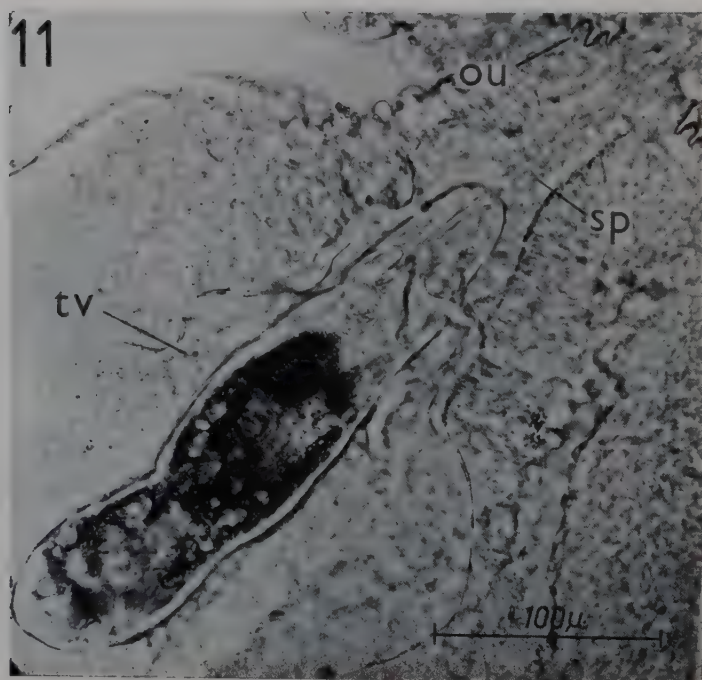
PLATE I

- FIG. 1. — Transversal section of a very young *Gonophysema* (200 μ).
FIG. 2. — Sagittal section of a somewhat older stage (350 μ). Atrium has been formed and the atrial gland and testicular vesicle are under formation.
FIG. 3. — Transversal section of a 450 μ long stage. The ovary has become bilobed, and lateral of each compartment lies the developing cement glands. Compare Plate II, fig. 5 in part I, showing a similar section through an adult parasite.
FIG. 4. — Sagittal section of a nearly mature *Gonophysema*. Note the enormous size of the atrial gland and the longitudinal fissure in the midline of the parasite which later develops into spermoduct, testicular vesicle and -organ. Receptaculum seminis is formed but does not yet communicate with the cement glands. The ovary has been divided into a germinal and a maturation portion.
FIG. 5. — Mature stage (1 200 μ), sagittal section. A male has just entered the testicular vesicle, and has not yet turned into its final position. Note the rudiment of the testes in the posterior portion of the male. Note that the whole cavity containing the male is lined with chitin.

PLATE II

- FIG. 6. — The copepodid in its course of formation within the naupliar skin.
FIG. 7. — The testicular vesicle dissected out to show the position of the dwarf-males. Each of the seven arrows represents a male.
FIG. 8. — An onychopodid dissected out from the female, before undergoing further degeneration.
FIG. 9. — Detail of the head of the onychopodid, showing the 2nd pair of antennae and the cephalic armature.
FIG. 10. — An onychopodid dissected out from the ascidian tissue just after it has entered it.
FIG. 11. — The testicular vesicle is dissected out with a single onychopodid which has rotated 180° and is now in a position ready to undergo degeneration.





CONTRIBUTION DES ACIDES AMINÉS LIBRES A LA RÉGULATION OSMOTIQUE INTRACELLULAIRE CHEZ DEUX CRUSTACÉS EURYHALINS, *LEANDER SERRATUS* F. ET *LEANDER SQUILLA* L.

par

Ch. Jeuniaux, S. Bricteux-Grégoire et Marcel Florkin.

Institut Léon Fredericq, Biochimie, Université de Liège et
Station Biologique de Roscoff.

Résumé

Chez deux crevettes euryhalines (*Leander serratus* F. et *Leander squilla* L.), sont décrites les variations de concentration des acides aminés libres des tissus au cours de l'adaptation à l'eau saumâtre.

L'abaissement de concentration de certains acides aminés libres intracellulaires (notamment de l'alanine, de la glutamine, du glycofolle et de la proline) contribue au mécanisme de régulation isosmotique intracellulaire, déjà observé chez d'autres Invertébrés euryhalins, possédant ou non une régulation anisosmotique du milieu intérieur.

INTRODUCTION

On qualifie d'euryhalins les animaux aquatiques capables de tolérer de plus ou moins larges variations de salinité du milieu.

L'un des facteurs de l'euryhalinité est l'existence d'une osmorégulation (régulation anisosmotique) du milieu intérieur par rapport au milieu extérieur. Toutefois cette régulation manque chez des animaux dont l'euryhalinité est cependant évidente, comme c'est le cas, par exemple, pour *Mytilus edulis*, *Arenicola marina* ou *Perinereis cultrifera*.

Lorsque les conditions de salinité du milieu varient tout en restant dans les limites compatibles avec la survie, la teneur en eau des tissus de ces animaux euryhalins ne varie que faiblement, ce qui traduit le maintien de l'équilibre osmotique entre tissus et liquides extracellulaires qu'on a généralement observé chez les Invertébrés (Krogh, 1939 ; Potts, 1952). Le facteur le plus constant dans l'euryhalinité apparaît comme une régulation osmotique cellulaire (régulation osmotique déclenchée par la variation de concentration du milieu intérieur). Cette régulation équilibre la pression osmotique des tissus avec celle du milieu intérieur, et s'oppose plus ou moins efficacement aux mouvements d'eau entre cellules et milieu intérieur à la suite de modifications plus ou moins étendues de ce dernier (Duchâteau et Florkin, 1956 ; Shaw, 1958).

La participation des acides aminés libres à cette régulation intracellulaire a été mise en évidence aussi bien chez des euryhalins sans régulation anisomotique du milieu intérieur comme *Mytilus edulis* (Potts, 1958), *Arenicola marina* (Duchâteau-Bosson, Jeuniaux et Florkin, 1961) ou *Perinereis cultrifera* (Jeuniaux, Duchâteau-Bosson et Florkin, 1961) que chez des animaux euryhalins pourvus de régulation anisomotique du milieu intérieur, tels que *Carcinus maenas* (Duchâteau et Florkin, 1956 ; Shaw, 1958), *Eriocheir sinensis* (Duchâteau et Florkin, 1955) ou *Nereis diversicolor* (Jeuniaux, Duchâteau-Bosson et Florkin, 1961).

La présente étude porte sur la contribution des acides aminés libres intracellulaires à la régulation isomotique intracellulaire, lors du passage de l'eau de mer à l'eau saumâtre, chez deux crevettes pourvues de régulation anisomotique du milieu intérieur : *Leander serratus* F. et *Leander squilla* L.

MÉTHODES

a) Adaptation à l'eau saumâtre.

Les crevettes ont été pêchées dans le port de Roscoff. Tous les individus étudiés étaient sexuellement mûrs, mais de taille moyenne (longueur totale approximative : 60 mm, du rostre au telson). Ils ont été choisis en dehors de la période de mue (stades C₄ et D₀). Dans le cas de *Leander squilla*, tous les individus mis en expérience étaient des femelles grainées ; dans le cas de *L. serratus*, on a utilisé indifféremment des mâles et des femelles non grainées.

L'adaptation à l'eau saumâtre a été réalisée, simultanément pour les deux espèces, dans des conditions propres à assurer une oxygénation et un renouvellement constants de l'eau, ainsi que la réalisation d'une dessalure progressive du milieu. Les mélanges d'eau douce et d'eau de mer ont été préparés dans un grand bac vitré gradué, d'une contenance de 1 500 litres, et renouvelés toutes les 12 heures. Après homogénéisation du mélange, ce bac était raccordé à une série de bacs plus petits (40 litres) où un barbotage d'air comprimé assurait l'oxygénation du liquide. Le mélange oxygéné était alors distribué, au moyen de siphons, aux différents aquariums contenant les animaux (5 crevettes par aquarium contenant environ 1 litre d'eau ; débit : 30 à 40 litres à l'heure).

L'adaptation à l'eau saumâtre a été réalisée en 5 jours, les animaux passant progressivement de l'eau de mer à des mélanges contenant respectivement 70, 60, 50, 40 et enfin 30 parties d'eau de mer pour 100 parties de mélange. Les crevettes ont été conservées dans ce dernier mélange (30 % d'eau de mer) pendant 24 heures avant d'être utilisées (1). Pendant la période d'adaptation à l'eau saumâtre, les crevettes ont été nourries une seule fois, à savoir le 5^e jour.

Un lot de crevettes témoin a été conservé en eau de mer courante pendant le même laps de temps et dans les mêmes conditions d'élevage et d'alimentation.

b) Préparation des extraits.

Chaque crevette a été soigneusement essorée sur papier filtre ; l'abdomen, séparé du céphalothorax, a été débarrassé rapidement de la cuticule,

(1) Une dizaine de crevettes appartenant aux mêmes lots sont demeurées 5 jours supplémentaires dans le mélange à 30 % d'eau de mer, et ont supporté ensuite un retour rapide (endéans 6 heures) à l'eau de mer pure.

de l'épiderme, du tube digestif et du cordon nerveux ventral. La masse musculaire ainsi isolée a été baignée pendant 30 secondes dans de l'eau de mer glacée (témoin) ou dans de l'eau saumâtre (30 % d'eau de mer) glacée. Après avoir été essorés sur papier filtre et pesés, les muscles ont été plongés sans délai dans un petit volume d'eau distillée bouillante, où ils ont séjourné pendant 10 minutes, afin d'inactiver tous les enzymes. La durée totale des manipulations depuis la mise à mort jusqu'au moment où les muscles sont plongés dans l'eau bouillante n'a jamais dépassé 5 minutes.

Après refroidissement, les muscles constituant un même lot (10 masses musculaires abdominales, soit 3 à 4 g de tissus frais) ont été rassemblés avec les liquides dans lesquels ils avaient été ébouillantés, et ont été broyés au moyen d'un mixer. La purée obtenue a été dialysée pendant 24 heures à + 1° C contre 10 fois son volume en eau distillée. Le dialysat a été évaporé sur flamme jusqu'à réduction à un volume de 20-30 ml, et transféré dans un ballon de pyrex, où il a été évaporé à sec en étuve à + 95° C.

c) Dosage des acides aminés.

Le résidu sec de la dialyse a été repris dans de l'eau distillée et filtré. Une portion aliquote de la solution obtenue a servi au dosage de l'azote total par la méthode de Kjeldahl. Une autre portion a été diluée davantage et traitée par la ninhydrine pour doser l'azote aminé total.

Une troisième portion aliquote, additionnée d'un volume égal d'acide chlorhydrique concentré, a été chauffée à reflux pendant 24 heures pour hydrolyser l'asparagine et la glutamine. Après hydrolyse, l'acide chlorhydrique a été chassé par évaporation sous pression réduite. Ramené à son volume initial, le dialysat hydrolysé a été congelé et conservé tel quel jusqu'à son utilisation, de même que le dialysat non hydrolysé.

Le dosage des acides aminés a été effectué sur les dialysats, hydrolysés ou tels quels, selon la méthode de Moore et Stein par chromatographie sur deux colonnes d'amberlite CG 120, l'une de 150 cm pour les acides aminés neutres et acides, l'autre de 15 cm pour les acides aminés basiques. Des fractions de 2 ml ont été recueillies au moyen d'un collecteur de fractions. Une pression d'azote de 30 cm de mercure exercée sur la colonne de 150 cm assurait un débit convenable. La colonne de 15 cm fonctionnait à la pression ordinaire. Chaque fraction additionnée d'un ml du réactif de Moore et Stein contenant de la ninhydrine et de l'hydrindantine a été chauffée à 100° pendant 15 minutes. La densité optique de la coloration obtenue a été mesurée au spectrophotomètre, à 570 m μ .

Dans la région acide glutamique-proline, seuls les tubes pairs ont reçu le réactif habituel. Après localisation de la proline qui donne une coloration jaune, dont l'intensité peut être appréciée à 440 m μ , la proline a été dosée dans les tubes impairs au moyen du réactif de Chinard (1952) et les résultats ont été multipliés par deux.

A l'exception de l'asparagine et de la glutamine, les valeurs des concentrations qui ont été portées dans les tableaux I et II sont celles qui ont été obtenues sur les dialysats non hydrolysés. Sauf pour la sérine (détruite en partie par l'hydrolyse), pour l'acide aspartique et l'acide glutamique, ces valeurs étaient les mêmes, aux erreurs de mesure près, que celles obtenues sur les dialysats hydrolysés, ce qui montre l'absence de polypeptides.

L'augmentation des concentrations de l'acide aspartique et de l'acide glutamique dans les dialysats hydrolysés résulte de l'hydrolyse de l'asparagine et de la glutamine. Les concentrations de l'asparagine et de la glutamine portées dans les tableaux I et II ont été calculées par différence entre les valeurs trouvées pour l'acide aspartique et l'acide glutamique dans les dialysats hydrolysés et non hydrolysés.

TABLEAU I

Leander serratus F. : variation de concentration des acides aminés intracellulaires au cours de l'adaptation à l'eau saumâtre.

	EAU DE MER		EAU SAUMATRE (30 % d'eau de mer)	
	mg/100 g de tissu frais	mmoles/100 g	mg/100 g de tissu frais	mmoles/100 g
Alanine	150	1.69	23	0.26
Arginine	450	2.58	360	2.07
Acide aspartique	24	0.18	7	0.05
Acide glutamique	47	0.32	16	0.11
Asparagine	18	0.14	tr.	tr.
Glutamine	83	0.56	23	0.16
Glycocolle	840	11.2	710	9.5
Histidine	0	0	0	0
Isoleucine	27	0.21	tr.	tr.
Leucine	44	0.34	tr.	tr.
Lysine	23	0.16	7	0.05
Phénylalanine	tr.	tr.	0	0
Proline	250	2.17	74	0.64
Sérine	58	0.55	13	0.12
Taurine	320	2.56	290	2.32
Thréonine	25	0.21	tr.	tr.
Tyrosine	tr.	tr.	0	0
Valine	43	0.37	tr.	tr.
TOTAL	2402	23.24	1523	15.28

TABLEAU II

Leander squilla L. : variation de concentration des acides aminés intracellulaires au cours de l'adaptation à l'eau saumâtre.

	EAU DE MER		EAU SAUMATRE (30 % d'eau de mer)	
	mg/100 g de tissu frais	mmoles/100 g	mg/100 g de tissu frais	mmoles/100 g
Alanine	70	0.79	56	0.63
Arginine	450	2.58	430	2.47
Acide aspartique	0	0	10	0.08
Acide glutamique	0	0	0	0
Asparagine	30	0.23	10	0.08
Glutamine	190	1.29	97	0.66
Glycocolle	600	8.0	430	5.7
Histidine	0	0	0	0
Isoleucine	tr.	tr.	tr.	tr.
Leucine	tr.	tr.	tr.	tr.
Lysine	13	0.09	10	0.07
Phénylalanine	tr.	tr.	0	0
Proline	340	2.95	260	2.26
Sérine	53	0.50	37	0.35
Taurine	300	2.40	280	2.24
Thréonine	0	0	tr.	tr.
Tyrosine	tr.	tr.	0	0
Valine	tr.	tr.	tr.	tr.
TOTAL	2046	18.83	1620	14.54

TABLEAU III

Contribution de la composante amino-acide intracellulaire à la balance osmotique chez *Leander serratus* F.

	EAU DE MER	EAU SAUMATRE (30 % eau de mer)	VARIATION
1. - Pression osmotique du milieu extérieur (1)	— 2°09	— 0°66	1°43
2. - Pression osmotique du milieu intérieur (2)	— 1°7	— 1°1	0°6
3. - Teneur en eau des muscles, en % du poids frais	78.05	79.9	
4. - Acides aminés libres intracellu- laires, en mmoles/100 g de tissus frais	23.2	15.3	
5. - Acides aminés libres intracellu- laires, en mmoles par litre d'eau ..	298	191	
6. - Pression osmotique calculée (3), due aux acides aminés libres	— 0°56	— 0°36	0°20

(1) Exprimée par la mesure de l'abaissement cryoscopique, en degrés centigrades.

(2) Calculée en degrés centigrades, d'après Panikkar (1941) et Verwey (1956).

(3) Calculée en degrés centigrades (1 mole = 1°87 C).

TABLEAU IV

Contribution de la composante amino-acide intracellulaire à la balance osmotique, chez *Leander squilla* L.

	EAU DE MER	EAU SAUMATRE (30 % eau de mer)	VARIATION
1. - Pression osmotique du milieu extérieur (1)	— 2°09	— 0°66	1°43
2. - Pression osmotique du milieu intérieur (2)	— 1°50	— 1°17	0°33
3. - Teneur en eau des muscles, en % du poids frais	76.6 %	78.5 %	
4. - Acides aminés libres intracellu- laires, en mmoles/100 g de tissus frais	18.8	14.5	
5. - Acides aminés libres intracellu- laires, en mmoles par litre d'eau ..	245	185	
6. - Pression osmotique calculée (3) ..	— 0°46	— 0°35	0°11

(1) Exprimée par la mesure de l'abaissement cryoscopique, en degrés centigrades.

(2) Calculée en degrés centigrades, d'après Panikkar (1941) et Verwey (1956).

(3) Calculée en degrés centigrades (1 mole = 1°87 C).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

1) Les tableaux I et II présentent les résultats (exprimés en mg et en mmoles pour 100 g de tissus frais) du dosage des acides aminés des dialysats de muscles abdominaux de *Leander serratus* F. et de *Leander squilla* L., conservés en eau de mer ou adaptés à l'eau saumâtre (30 % d'eau de mer). Pour l'une comme pour l'autre espèce, le total des concentrations des 17 acides aminés dosés et de la taurine est nettement moins élevé chez les animaux adaptés à l'eau saumâtre que chez ceux vivant en eau de mer.

2) Le tableau III résume les principales données numériques concernant l'adaptation osmotique de *Leander serratus* F. Conformément aux résultats de Panikkar (1941), complétés par Verwey (1956), le milieu intérieur de cette espèce euryhaline est hypotonique dans l'eau de mer, la valeur de l'abaissement cryoscopique étant de -1.7°C lorsque celle du milieu extérieur est de -2.09°C . Au fur et à mesure que la concentration saline du milieu extérieur diminue, cette différence s'atténue, et le milieu intérieur est isotonique avec le milieu extérieur lorsque la valeur de l'abaissement cryoscopique de ce dernier est de -1.6° environ. En-dessous de cette valeur, le milieu intérieur demeure hypertonique. Dans les conditions de notre expérience, le passage de l'eau de mer à l'eau saumâtre (30 % d'eau de mer), qui représente une variation de l'abaissement cryoscopique du milieu extérieur de 1.43° , n'entraîne, au niveau du milieu intérieur de *Leander serratus*, qu'une variation de 0.6° (tableau III, 2).

Le fait que les cellules ajustent leur pression osmotique à une valeur voisine de celle du milieu intérieur est attesté par la très faible augmentation de la teneur en eau des tissus (tableau III, 3).

Le compartiment intracellulaire a donc été le siège d'une chute de pression osmotique de l'ordre de 0.6° . Cette diminution est réalisée en partie par une réduction de la concentration en acides aminés libres (tableau III, 4). En tenant compte de la légère variation d'hydratation des tissus (tableau III, 5) (1), on voit que la composante amino-acide assure à concurrence d'un tiers environ le niveau de la pression osmotique intracellulaire (tableau III, 6). La modification de concentration représente une diminution de pression osmotique de 0.2° environ, soit aussi un tiers de la diminution de la pression osmotique intracellulaire.

3) Le tableau IV se rapporte à l'espèce *Leander squilla* L., et permet de tirer des conclusions analogues. La pression osmotique du milieu intérieur ne varie que de 0.33° alors que la variation de pression osmotique du milieu extérieur est de 1.43° . La teneur en eau des muscles ne varie que dans une faible proportion, ce qui confirme la mise en équilibre osmotique du milieu intracellulaire avec le milieu intérieur. La diminution de concentration des acides aminés libres contribue à l'abaissement de la pression osmotique intracellulaire, à concurrence d'un tiers environ de la valeur globale (0.11° , pour une variation d'abaissement cryoscopique de 0.33°).

4) Chez les deux espèces étudiées, un petit nombre d'acides aminés seulement intervient de façon prépondérante dans la variation de pression osmotique. La comparaison des tableaux I et II montre en effet que, chez les deux espèces, les variations les plus importantes sont celles du glycolle (1.7 mmoles/100 g de tissu frais chez *L. serratus* et 2.3 chez *L. squilla*), de la proline (1.53 mmoles chez *L. serratus* et 0.69 chez *L. squilla*) et de la glutamine (0.40 mmoles chez *L. serratus* et 0.63 chez *L. squilla*).

Chez *Leander serratus*, toutefois, où la variation de pression osmotique imposée aux cellules est plus marquée, l'alanine (diminution : 1.43 mmoles pour 100 g de tissus frais) intervient également pour une part importante dans la diminution de la pression osmotique intracellulaire.

CONCLUSIONS

Au cours de l'adaptation à l'eau saumâtre, les crevettes euryhalines *Leander serratus* F. et *Leander squilla* L. mettent en jeu non seulement un mécanisme de régulation anisosmotique du milieu intérieur, maintenant ce dernier à une concentration supérieure à celle du milieu extérieur (Panikkar, 1941), mais encore un second mécanisme, l'ajustement de la concentration des tissus à celle du milieu intérieur (régulation isosmotique cellulaire). L'euryhalinité de *L. serratus* et de *L. squilla* relève donc des mêmes mécanismes que ceux qui sont mis en jeu chez d'autres Crustacés euryhalins, tels qu'*Eriocheir sinensis* (Duchâteau et Florkin, 1955), *Carcinus maenas* (Duchâteau et Florkin, 1956 ; Shaw, 1958) et *Astacus fluviatilis* (Duchâteau-Bosson et Florkin, 1961) et chez l'Annélide *Nereis diversicolor* (Jeuniaux, Duchâteau-Bosson et Florkin, 1961). La régulation isosmotique intracellulaire a été aussi mise en évidence chez des Invertébrés euryhalins sans régulation anisosmotique du milieu intérieur, comme *Mytilus edulis* (Potts, 1958), *Arenicola marina* (Duchâteau-Bosson, Jeuniaux et Florkin, 1961) et *Perinereis cultrifera* (Jeuniaux, Duchâteau-Bosson et Florkin, 1961).

On a donc, chez les Invertébrés euryhalins jusqu'à présent étudiés sous ce rapport, mis en évidence dans tous les cas l'existence de la régulation isosmotique intracellulaire, à laquelle s'ajoute, chez les formes dont l'euryhalinité est le plus étendue, la régulation anisosmotique du milieu intérieur.

Chez les crevettes faisant l'objet du présent travail, la régulation isosmotique intracellulaire est réalisée, au niveau des muscles, à concurrence d'un tiers environ par la diminution de concentration des acides aminés libres. Cet effet osmorégulateur intracellulaire est pour sa plus grande part le résultat des variations de concentration de la glutamine, du glyco-colle et de la proline. Chez *L. serratus*, l'alanine intervient aussi. La taurine n'exerce d'effet osmorégulateur intracellulaire chez aucune de ces deux espèces. Les acides aminés dont l'intervention est prépondérante dans l'accomplissement de l'effet osmorégulateur intracellulaire appartiennent donc à la liste des acides aminés simples (acide glutamique et glutamine, glyco-colle, proline, alanine) dont l'intervention prépondérante dans l'osmorégulation intracellulaire a déjà été mise en évidence chez d'autres Invertébrés euryhalins (*Carcinus maenas*, Duchâteau, Florkin et Jeuniaux, 1959 ; *Astacus fluviatilis*, Duchâteau-Bosson et Florkin, 1961 ; *Nereis diversicolor* et *Perinereis cultrifera*, Jeuniaux, Duchâteau-Bosson et Florkin, 1961 ; *Arenicola marina*, Duchâteau-Bosson, Jeuniaux et Florkin, 1961).

Summary

The biochemical aspects of adaptation to brackish water (30 p. 100 sea water) have been studied in two species of euryhaline shrimps : *Leander squilla* L. and *Leander serratus* F. A first mechanism, consisting of an anisosmotic regulation of the blood, has been described by Pannikar in these organisms. A variation of osmotic pressure in the external medium, amounting to 1.7°C, brings about a change of only 0.3 C and 0.6 C respectively, in the blood of the two species considered. As shown by the slight change of water content of the muscles, the intracellular osmotic pressure has been approximately adjusted, in these shrimps,

(1) Si cette variation d'hydratation intervenait seule, la teneur en acides aminés libres intracellulaires serait, en mmoles par litre d'eau, de 291 au lieu de 298 pour *Leander serratus* et de 240 au lieu de 246 pour *L. squilla*. La modification de teneur en eau des tissus n'explique donc que 2 à 3 % de la variation de concentration des acides aminés intracellulaires.

to the osmotic pressure of the blood. This isosmotic, intracellular regulation is accomplished for about 1/3 by the variation of concentration of a number of intracellular free amino-acids. The main rôle is played by glutamine, glycine and proline in both species. In *L. serratus* alanine also shows important variations. The mechanism of intracellular osmoregulation by changes of concentration of the amino-acids mentioned, has been observed in all euryhaline Invertebrates studied so far. It appears as a general device of adaptation to changes of concentration of the internal medium, in euryhaline forms.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CHINARD., F.P., 1952. — *J. biol. Chem.*, 199, pp. 91-95.
- DUCHATEAU, GH. et FLORKIN, M., 1955. — *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, 63, pp. 249-251.
- DUCHATEAU, GH. et FLORKIN, M., 1956. — *J. de Physiol.*, 8, p. 520.
- DUCHATEAU-BOSSON, GH. et FLORKIN, M., 1961. — *Comp. Bioch. and. Physiol.*, en cours de publication.
- DUCHATEAU, GH., FLORKIN, M. et JEUNIAUX, CH., 1959. — *Arch. internat. Physiol. Bioch.* 67, pp. 489-500.
- DUCHATEAU-BOSSON, GH., JEUNIAUX, CH. et FLORKIN, M., 1961. — *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, 69, pp. 30-35.
- JEUNIAUX, CH., DUCHATEAU-BOSSON, GH. et FLORKIN, M., 1961. — *Journ. of Bioch. (Jap.)*, 49, pp. 527-531.
- KROGH, A., 1939. — *Osmotic regulation in aquatic animals*, Cambr. Univ. Press.
- PANIKKAR, N.K., 1941. — *J. Mar. Biol. Ass.*, 25, pp. 317-359.
- POTTS, W.T.W., 1952. — *Nature*, 169, p. 834.
- POTTS, W.T.W., 1958. — *J. Exper. Biol.*, 35, pp. 749-764.
- SHAW, J., 1958. — *J. Exper. Biol.*, 35, pp. 920-929.
- VERWEY, J., 1957. — *Année Biol.*, 33, pp. 129-149.

DEUX GENRES NOUVEAUX DE POGONOPHORES DIPLOBRACHIAUX NEREILINUM ET SIBOGLINOÏDES

par

A.V. Ivanov

Laboratoire de Zoologie des Invertébrés
de l'Université de Léninegrad

Résumé

Parmi les Pogonophores récemment recueillis par les expéditions océanographiques soviétiques, se présentent quelques formes nouvelles ayant pour caractère commun, la présence de deux ou trois tentacules. L'une de ces formes, découverte sur les côtes des Indes (trente et unième expédition du « Vitiaz ») se rattache au genre *Diplobrachia* appartenant à l'ordre des Thecanephria. Dans cet article, nous décrivons deux autres formes : *Nereilinum murmanicum*, gen. nov., sp. nov., et *Siboglinoides dibrachia*, gen. nov., sp. nov., appartenant à l'ordre des Athecanephria.

Nereilinum murmanicum a été découvert sur les côtes de Mourmane (Moskalev, 1961) et d'abord déterminé comme un représentant du genre *Diplobrachia*. Cependant, beaucoup de caractères importants militent contre cette conclusion. *Nereilinum* possède des boucliers métamériques dorsaux glandulaires et des papilles ventrales séparées dans la zone postannulaire du tronc, ainsi que des spermato-phores fusiformes. Ce sont les caractères principaux de l'ordre des Athecanephria (Ivanov, 1957b).

Nereilinum est privé de papilles de fixation et ne possède pas de métamérie secondaire dans la région antérieure du métasome : les glandes tubipares qui disparaissent ici, sont situées en désordre sur les bords latéraux, comme chez les *Oligobrachia*. Par ce caractère très primitif, *Nereilinum* appartient à la famille des Oligobrachiidae.

Quelques exemplaires de *Siboglinoides dibrachia* avaient été trouvés dans diverses régions de l'Océan Indien par le « Vitiaz » en 1959 et 1960. Comme la forme de Mourmane, cette espèce possède des boucliers glandulaires dorsaux et des papilles dans la région postannulaire du métasome : elle appartient donc également aux Athecanephria. Pourtant, contrairement à la forme de Mourmane, les *Siboglinoides* doivent être rapprochés, non pas d'*Oligobrachia*, mais de *Siboglinum*. Chez les *Siboglinoides*, comme chez les *Siboglinum*, la partie antérieure du métasome est pourvue de papilles géminées métamériques. Les autres caractères (c'est-à-dire les particularités de la structure des anneaux, des plaquettes denticulées, etc.) sont à tel point typiques pour les *Siboglinum*, qu'on pourrait définir les *Siboglinoides dibrachia* comme une espèce de *Siboglinum* à deux tentacules. Les *Siboglinoides* doivent être rangés dans la famille des Siboglinidae.

On trouve ainsi, dans chacun des deux ordres de Pogonophores, des formes à deux tentacules. Leur ressemblance se borne, en fait, à ce caractère et nous apparaît comme le résultat d'une évolution phylogénétique parallèle. Il est très probable que, dans les limites de l'ordre des Athecanephria, le stade à deux tentacules s'est développé indépendamment dans deux familles — chez les Oligobrachiidae (*Nereilinum*) et chez les Siboglinidae (*Siboglinoides*).

Dans les collections de Pogonophores rassemblées ces dernières années, lors des expéditions océanographiques soviétiques dans les

différentes parties du monde, se rencontrent certaines espèces nouvelles, parmi lesquelles des espèces originales qui diffèrent sous plusieurs rapports mais possèdent pourtant un caractère commun. Elles n'ont que deux ou trois tentacules. A première vue, je les ai considérées comme des *Diplobrachia*, genre réunissant les Pogonophores Thecanephria à deux tentacules (Ivanov, 1960a). Mais, après un examen détaillé, j'ai découvert avec surprise que des trois formes, une seule est vraiment une espèce nouvelle de *Diplobrachia* (possédant trois tentacules). Les deux autres sont les représentants d'un autre ordre de Pogonophores — les Athecanephria. Ces formes, tout en possédant quelques traits communs, propres aux *Siboglinum* et aux *Oligobrachia*, n'appartiennent à aucun de ces deux genres. Une étude ultérieure a montré que les espèces en question n'ont qu'une parenté très éloignée. Pour chacune de ces deux formes, j'ai dû créer un genre nouveau et les placer dans des familles différentes. Je propose de nommer l'une, provenant de la Mer de Barentz : *Nereilinum murmanicum*, et l'autre, provenant de l'Océan Indien : *Siboglinoïdes dibrachia*.

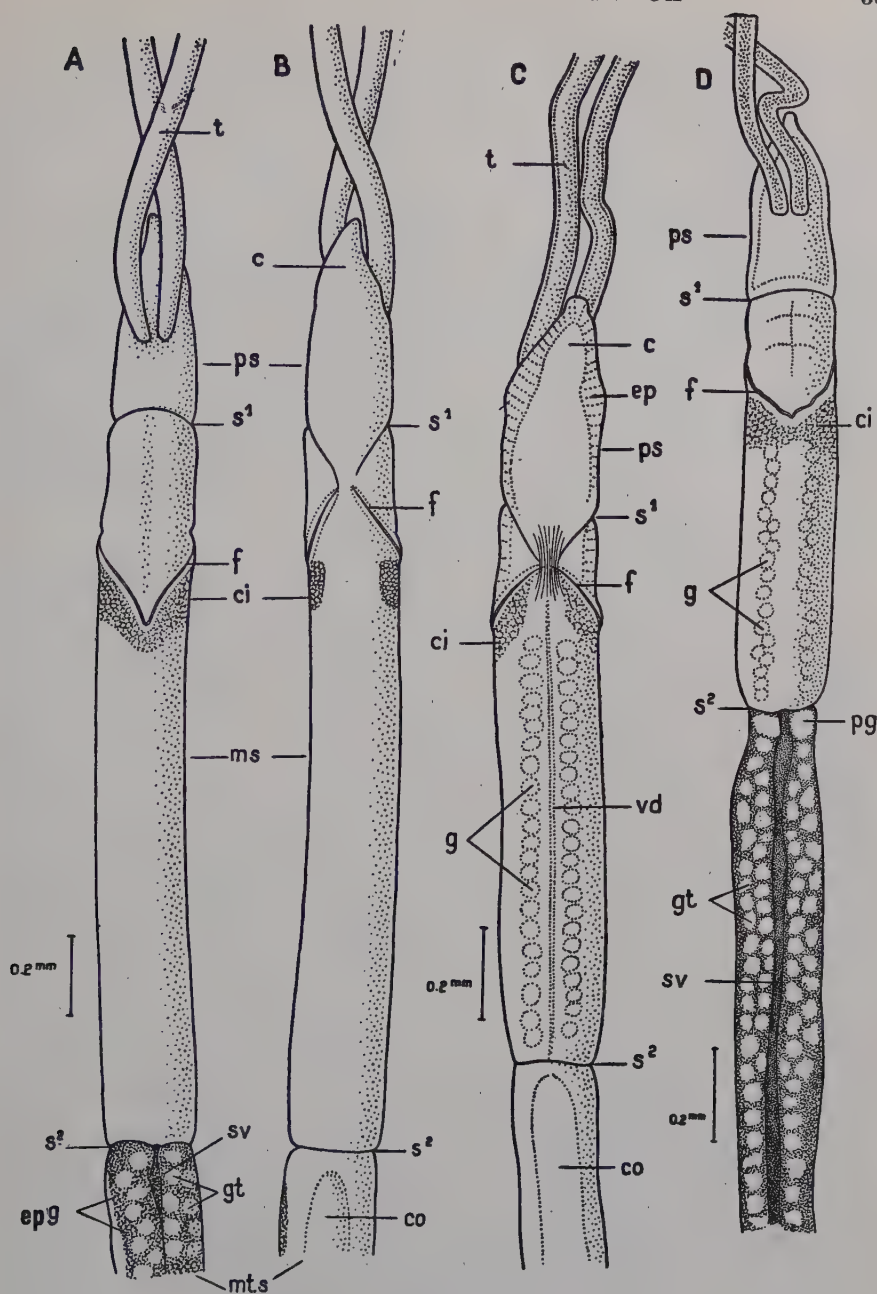
1. - NEREILINUM MURMANICUM gen. nov., sp. nov. (Fig. 1, 2, 3).

Les Pogonophores ont été récemment trouvés pour la première fois dans la Mer de Barentz (Moskalev, 1961). Cette découverte élargit nos connaissances sur la distribution géographique des Pogonophores et nous promet de larges possibilités nouvelles pour leur étude ultérieure. Les Pogonophores dont il est question ici, ont été découverts près de l'Institut de Biologie Marine de Mourmane qui possède des laboratoires bien équipés et un bateau spécialisé pour la recherche, ce qui permet de se procurer des Pogonophores à l'état vivant pour les étudier au laboratoire.

Les matériaux décrits ci-dessous m'ont été remis par J.I. Galikine, chercheur de l'Institut de Biologie Marine de Mourmane. Je lui en témoigne ma reconnaissance.

J'avais à ma disposition environ 100 fragments de tubes dont 28 contenaient des organismes entiers; dans l'un d'eux, j'ai trouvé également des embryons. Tous ces matériaux ont été ramassés dans la partie sud de la Mer de Barentz, en juillet 1958 et en octobre 1959, par le bateau « Professeur Derjougine », pour la plupart à l'aide d'une drague.

Le corps de *Nereilinum murmanicum* est mince; son diamètre est de 0,32 mm au maximum. La région antérieure du corps (le protosome + le mésosome) est cylindre, svelte. Sa longueur dépasse le diamètre du mésosome de 6 à 10 fois suivant le degré de contraction de la musculature (Fig. 1). Le frenulum est situé à peu près entre le premier et le deuxième tiers de la région antérieure. Le sillon qui la divise en protosome et mésosome, est transversal du côté ventral, tandis que du côté dorsal, il est sensiblement courbé en arrière vers les bouts dorsaux des crêtes du frenulum (fig. 1, A, B, C, s¹). La longueur du protosome est donc beaucoup plus grande du côté

FIG. 1. — *Nereilinum murmanicum*.

Extrémités antérieures de trois exemplaires. A, femelle du côté ventral. - B, la même femelle du côté dorsal. - C, femelle du côté dorsal. - D, mâle du côté ventral. *c* : lobe céphalique ; *ci* : anneau glandulaire du mésosome ; *co* : bandelette ciliée dorsale ; *ep* : épiderme ; *epg* : concentration des cellules glandulaires épidermiques ; *f* : frenulum ; *g* : glandes tubipares du mésosome ; *gt* : glandes tubipares du métasome ; *ms* : mésosome ; *mts* : métasome ; *pg* : papille génitale mâle ; *ps* : protosome ; *s¹* : sillon entre le protosome et le mésosome ; *s²* : sillon entre le mésosome et le métasome ; *sv* : gouttière ventrale ; *t* : tentacule ; *vd* : vaisseau sanguin dorsal.

dorsal que du côté ventral. Le lobe céphalique n'est pas séparé du protosome ; ce lobe est assez petit, conique et pointu à son sommet (c). Deux tentacules s'attachent au corps à mi-distance entre l'extrémité antérieure du lobe céphalique et la limite postérieure du protosome. Ces tentacules sont fins, très longs et privés de pinules. L'épiderme des tentacules est assez mince.

Le frenulum est muni de simples crêtes, très minces et brunâtres ; ces crêtes se réunissent sur la face ventrale et ne se touchent pas sur la face dorsale (f). Les protubérances épidermiques du frenulum sont étroites, mais bien visibles. Derrière le frenulum est situé un anneau glandulaire qui le touche, cet anneau n'étant rompu que du côté ventral (ci). Chez la plupart des spécimens, on peut voir dans le mésosome des vaisseaux sanguins dorsaux et abdominaux et des glandes tubipares arrondies (visibles par transparence). Les glandes tubipares ne se trouvent qu'en arrière du frenulum où elles forment une rangée plus ou moins régulière de chaque côté du mésentère (fig. 1, C, D, g). La limite entre le mésosome et le métasome est marquée par un sillon simple et circulaire (fig. 1, s²).

La partie antérieure du métasome est, comme d'habitude chez les Pogonophores, pourvue d'une gouttière ventrale, limitée par deux bords saillants épidermiques ventro-latéraux. A l'intérieur de ces bords, transparaissent les glandes tubipares claires et arrondies. Les papilles de fixation manquent. La distribution des glandes est, en somme, assez irrégulière surtout dans la partie antérieure. Le plus souvent, elles forment sur le bord latéral deux ou même trois rangs irréguliers (Fig. 1 A, D, gt). Pourtant, dans la partie postérieure chez certains individus, s'établit une distribution à peu près régulière des glandes — elles sont placées deux à deux, c'est-à-dire que sur chaque bord, il ne reste qu'un rang longitudinal de glandes. Vers la partie postérieure de la « région métamérique » les glandes tubipares n'augmentent presque pas de taille. J'ai compté le nombre de glandes « métamériques » dans 10 exemplaires, il varie entre 62 et 95 de chaque côté du corps. Les plaquettes de fixation cuticulaires manquent. Il est très caractéristique que l'épiderme des bords saillants latéraux soit riche en cellules glandulaires ; vu par transparence, il nous apparaît complètement sombre à cause de la présence d'une sécrétion granuleuse, par ses cellules. Grâce à cela, les glandes tubipares des bords saillants épidermiques apparaissent d'une manière très nette. L'épiderme de la région métamérique du métasome présente un caractère très semblable chez certaines espèces de *Siboglinum* (par exemple, chez *S. taeniaphorum* et *S. atlanticum*), mais chez elles, il ne forme de bandes glandulaires qu'à l'extérieur des papilles, tandis que *Nereilinum murmanicum* possède un épiderme analogue sur toute la surface des bords ventro-latéraux. La bandelette ciliée dorsale est à peine visible, elle est large et commence un peu à l'écart de la limite antérieure du métasome (Fig. 1, B, C, co).

La « région métamérique » n'occupe qu'une partie restreinte du domaine préannulaire. La plus grande partie de ce domaine porte de nombreux boucliers épidermiques glandulaires, très variables par la forme et les dimensions (Fig. 2, A, gp). Il y a une zone de condensation des papilles. Elle est formée de 5 à 10 grandes papilles coniques, situées ventralement sur un seul rang, l'une après l'autre (Fig. 2, B,

pap). Les papilles n'ont pas de plaquettes cuticulaires. La partie du métasome située entre la condensation des papilles et les anneaux n'a aucun caractère spécial.

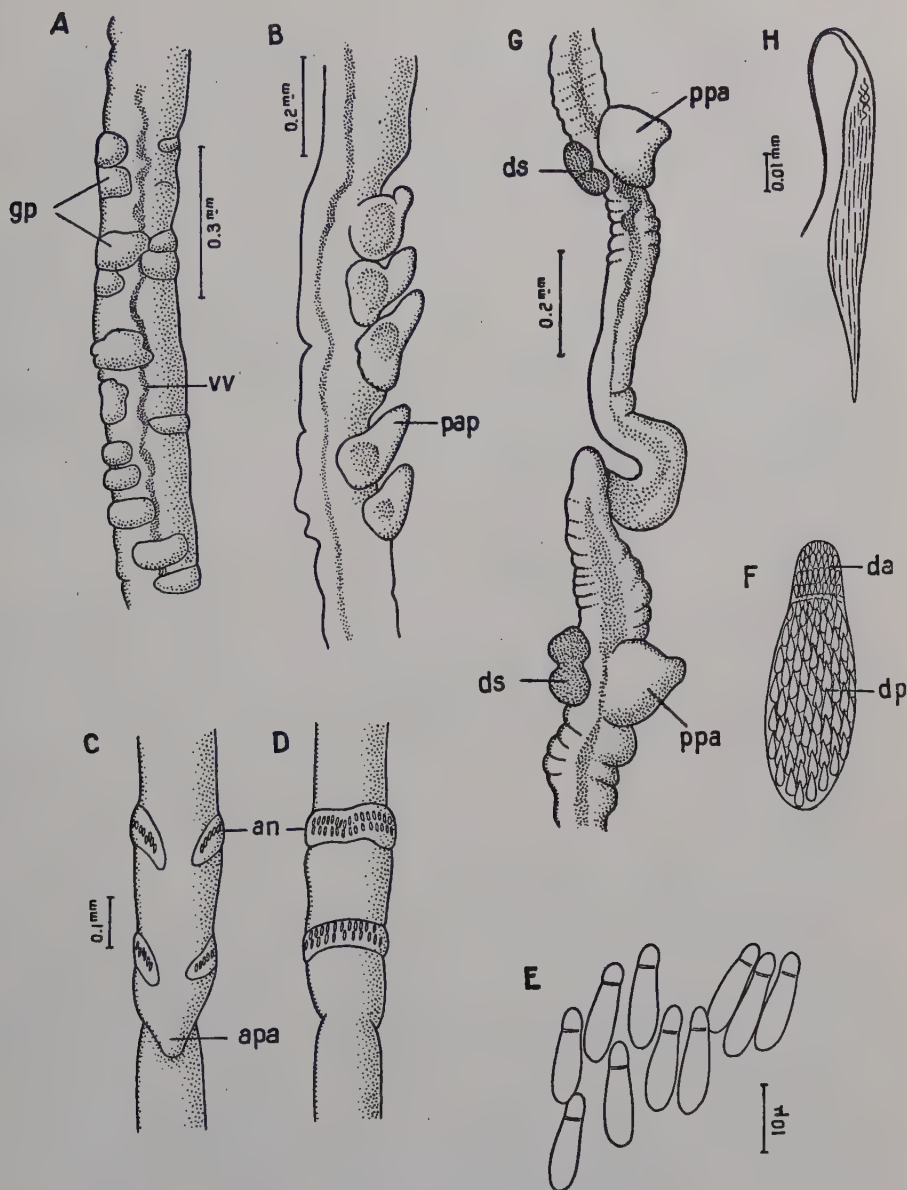


FIG. 2. — *Nereilinum murmanicum*.

A, région préannulaire dans sa partie médiane. - B, zone de concentration des papilles du côté droit. - C, région d'anneaux du côté ventral. - D, la même région du côté dorsal. - E, une partie d'anneau. - F, plaquette denticulée. - G, partie de la région postannulaire du côté droit. - H, spermatophore.

an : anneau ; apa : papille de la zone d'anneaux ; da : denticules antérieurs ; dp : denticules postérieurs ; ds : bouclier glandulaire dorsal postannulaire ; gp : bouclier glandulaire préannulaire ; pap : papilles de la zone de concentration ; ppa : papilles postannulaires ventrales ; vv : vaisseau sanguin ventral.

Les deux anneaux sont situés l'un à côté de l'autre. Tous deux sont largement rompus du côté ventral. Sur chacun de ces anneaux les plaquettes denticulées forment deux rangs irréguliers (Fig. 2, C, D, E). Derrière les anneaux, sur la face ventrale se trouve une grande papille conique sans plaquette cuticulaire (Fig. 2, C, apa). Les plaquettes jaunâtres denticulées des anneaux sont sensiblement rétrécies du côté antérieur. Le groupe de denticules antérieurs est bien développé, mais il n'occupe pas plus d'un quart de la plaquette (Fig. 2, F, da) ; leur région est limitée par une petite bande transversale bien visible. Les denticules postérieurs sont beaucoup plus grands et sont situés en 8 ou 10 rangs obliques (Fig. 2, F, dp). La longueur des plaquettes varie entre 15 et 18 μ .

La partie postannulaire du métasome est longue et mince. Chez la plupart des individus elle était en état de macération et s'est conservée seulement chez quelques exemplaires (Fig. 2, G.). Elle est pourvue de grosses papilles coniques situées métamériquement sur la face ventrale, l'une derrière l'autre, à chaque intervalle (ppa). Au niveau de chaque papille se trouve un bouclier dorsal glandulaire formant une petite élévation double (ds).

La mesure de tous les échantillons que nous avons à notre disposition a donné les résultats suivants (en mm) :

Longueur des tentacules	8	- 23
Longueur du protosome et du mésosome (région antérieure du corps)	1,4	- 3,4
Largeur du mésosome	0,15	- 0,32
Longueur de la « région métamérique »	3,5	- 11,0
Longueur de la région préannulaire	14	- 52
Longueur de la région postannulaire, jusqu'à	45	

La longueur totale du corps atteint 80 mm et, avec les tentacules, 103 mm.

Dans un mâle, j'ai trouvé une grande quantité de spermatophores fusiformes pourvus d'un long fil très fin (Fig. 2, H). La longueur d'un spermatophore est d'environ 0,1 mm.

Le tube est d'un brun jaunâtre, annelé et non segmenté. L'extrémité antérieure du tube, comme cela se voit généralement chez les Pogonophores, est pelliculaire, transparente, d'une couleur jaunâtre et contient dans ses parois des fibres circulaires (Fig. 3, A). Peu à peu, le long du tube, les anneaux brun grisâtre apparaissent. Ils sont assez réguliers et leur surface est mate. Leur longueur est, chez la plupart, égale au diamètre du tube ou nettement moindre. Les intervalles entre les anneaux sont incolores et possèdent des plis transversaux (Fig. 3, B). La longueur du plus grand tube atteint 236 mm, son diamètre vers l'extrémité antérieure varie de 0,24 à 0,375 mm.

Distribution géographique : partie sud de la Mer de Barentz. Profondeur de 170 à 325 m. Sol sablonneux ou sable vaseux.

Selon le degré de développement de ses deux tentacules, notre forme devrait être placée dans le genre *Diplobrachia*. Pourtant, plusieurs caractères importants parlent contre une parenté proche avec

ce genre qui appartient à l'ordre des Thecanephria. En effet, *Nereilinum murmanicum* possède des boucliers métamériques dorsaux glandulaires et des papilles ventrales isolées dans la région postannulaire du corps, ainsi que des spermatophores fusiformes. Ce sont les principaux caractères des Athecanephria (Ivanov, 1957 b). Comme notre forme n'a pas encore été étudiée anatomiquement, je ne peux pas, pour le moment, m'appuyer sur la structure des coelomoductes du protosome et du sac péricardique, caractéristique pour les Thecanephria. Il faut supposer que l'étude anatomique va confirmer l'appartenance de cette forme à cet ordre. De plus, notre forme diffère encore des *Diplobrachia* par la structure du frenulum qui n'a pas de petits corps cuticulaires adhérant par derrière aux crêtes et par l'absence de plaquettes cuticulaires.

En comparant les *Nereilinum murmanicum* avec les autres représentants des Athecanephria, il est facile de se convaincre que nous sommes ici en présence de certains caractères communs, propres aux genres *Siboglinum* et *Oligobrachia*.

Pourtant notre forme diffère essentiellement des *Siboglinum* par la présence de deux tentacules (au lieu d'un seul) et également par l'absence de papilles de fixation ainsi que d'une métamérie dans la partie antérieure du metasome. Il faut attacher une importance particulière à ce dernier trait commun avec les *Oligobrachia*. En effet, chez les *Oligobrachia* qui sont encore privés de papilles sur les bords saillants latéro-ventraux, se concentrent en une condensation désordonnée, des glandes tubipares (Ivanov, 1957 b, 1960 a, b). Chez quelques exemplaires de *Nereilinum*, les glandes en question se disposent un peu plus régulièrement, s'approchant de la disposition métamérique de ces formations caractéristique pour les *Siboglinum*.

Par le développement de leur protosome et la forme de sa limite postérieure, les *Nereilinum murmanicum* rappellent beaucoup les *Oligobrachia dogieli*, aussi bien que les espèces primitives de *Siboglinum*, plus précisément de *Siboglinum caulleryi*, *S. japonicum*, etc. Chez tous ces Pogonophores, le sillon entre le protosome et le mésosome sur la face dorsale, est courbé en arrière et le protosome s'étend jusqu'aux extrémités dorsales des crêtes du frenulum (Ivanov, 1957 b, 1960 a). Comme ce caractère est propre aux *Oligobrachia*, nous devons le considérer comme très primitif. Il est à noter que les œufs ovales courts des *Nereilinum* ressemblent beaucoup à ceux des *Oligobrachia*

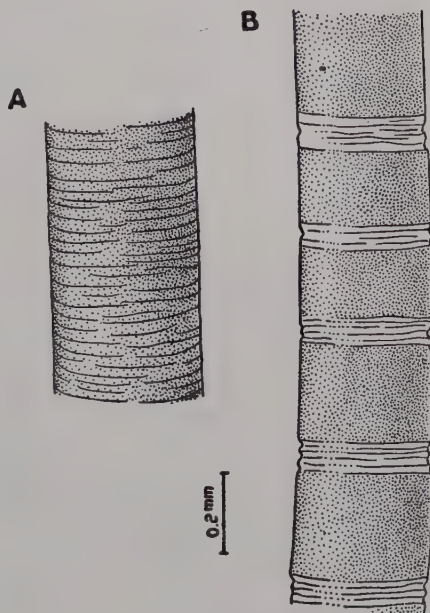


FIG. 3.

Nereilinum murmanicum. Tube.

A, extrémité antérieure.

B, partie médiane.

et diffèrent fortement des œufs allongés des *Siboglinum*. D'après les autres caractères, les *Nereilinum* se rapprochent des *Siboglinum*. La forme générale du lobe céphalique, l'anneau glandulaire du mésosome, l'épiderme du métasome, la zone de condensation avec les papilles coniques privées de plaquettes (comme chez *Siboglinum caulleryi*, *S. minutum*, etc.), la structure de la région des anneaux et des plaquettes denticulées, la région postannulaire avec ses papilles métamériques et ses boucliers dorsaux — tout cela est très caractéristique et se rencontre sous la même forme chez plusieurs espèces de *Siboglinum*. Il ne faut pas attacher une grande importance au manque de pinnules car, dans la limite du vaste genre *Siboglinum*, certaines espèces possèdent des pinnules et d'autres n'en ont pas (Southward E. et A., 1958, Ivanov, 1960 a).

Le développement de la métamérie dans la région postannulaire éloigne nettement notre forme des *Oligobrachia*.

Le tube des *Nereilinum* et celui des *Oligobrachia* sont tout à fait semblables.

Donc, les caractères les plus essentiels de *Nereilinum murmanicum* sont :

1. — La présence des deux tentacules ;
2. — Le manque de métamérie secondaire achevée à la partie antérieure du corps ;
3. — Le manque de papilles de fixation.

Il est à remarquer que tous ces caractères sont primitifs et rapprochent la forme de Mourmane des *Oligobrachia*.

Ainsi *Nereilinum murmanicum* est une forme primitive, occupant une place intermédiaire entre les genres *Oligobrachia* et *Siboglinum*. Par l'absence de papilles et de métamérie secondaire à la partie antérieure du corps, *Nereilinum* doit être placé dans la famille des Oligobrachiidae.

Diagnose du genre *Nereilinum* :

Oligobrachiidae à deux tentacules et à métamérie secondaire à peine prononcée, des glandes tubipares du métasome, privées de papilles dans la partie antérieure du métasome. Le frenulum est simple, les crêtes du frenulum privées de petits corps cuticulaires. Les plaquettes cuticulaires de fixation manquent. La région postannulaire du métasome porte des papilles métamériques ventrales et des boucliers dorsaux glandulaires. Le tube annelé n'est pas segmenté.

Type du genre : *Nereilinum murmanicum*.

2 - SIBOGLINOÏDES DIBRACHIA gen. nov., spec. nov. (Fig. 4, 5, 6).

Dans les différentes régions de l'Océan Indien, on peut rencontrer de petits tubes minces, segmentés, très caractéristiques, ayant trois anneaux réguliers à chaque segment. J'ai eu l'occasion d'en ramasser en 1959 et 1960, lors des travaux du navire « Vitiaz » (trente

et unième expédition) en Mer de Timor et aussi au sud de Java et dans la Mer d'Arabie. Malheureusement, il n'a été trouvé que six tubes dont l'un était vide. Les animaux extraits de ces tubes possèdent deux tentacules (Fig. 4, t).

Le corps de *Sibogloïdes dibrachia* est très mince, le diamètre du mésosome ne dépasse pas 0,125 mm. La région antérieure du corps est assez courte; le rapport de la longueur à la largeur est 5/1 ou 4/1. Sa partie la plus large est située dans la région du frenulum qui se trouve au milieu de cette région (Fig. 5, A, B, C). Le protosome est séparé du mésosome par un sillon bien distinct formant sur la face ventrale une toute petite courbe médiane inclinée en arrière (s^1). Le lobe céphalique est bien séparé du protosome cordiforme ou triangulaire, assez court, arrondi vers son sommet et visiblement plus large que le protosome (c). Avec ce dernier, il forme environ 1/4 de la région antérieure du corps. Par transparence, on peut voir distinctement l'épiderme du lobe céphalique et du protosome qui se compose de hautes cellules cylindriques, parmi lesquelles se trouvent de nombreuses cellules glandulaires remplies de sécrétion claire (Fig. 5, B, ep).

Les deux tentacules sont rattachés au corps l'un à côté de l'autre; le tentacule droit est parfois un peu plus épais que le tentacule gauche (Fig. 5, A, t). Ils sont très longs et pourvus de rares petites pinnules disposées en une rangée longitudinale (Fig. 4, pi). Les parties basales des tentacules sont dépourvues de pinnules. L'épiderme des tentacules est assez épais.

Le mésosome se rétrécit vers son extrémité postérieure. Une partie considérable du mésosome, située en avant du frenulum, possède des parois épidermiques aussi épaisses que celles du protosome. Le reste présente un épiderme mince. Le frenulum est formé de crêtes très minces, incolores; ces crêtes sont situées sur des protubérances distinctes, amincies sur la face dorsale et s'élargissant fortement vers la face ventrale.

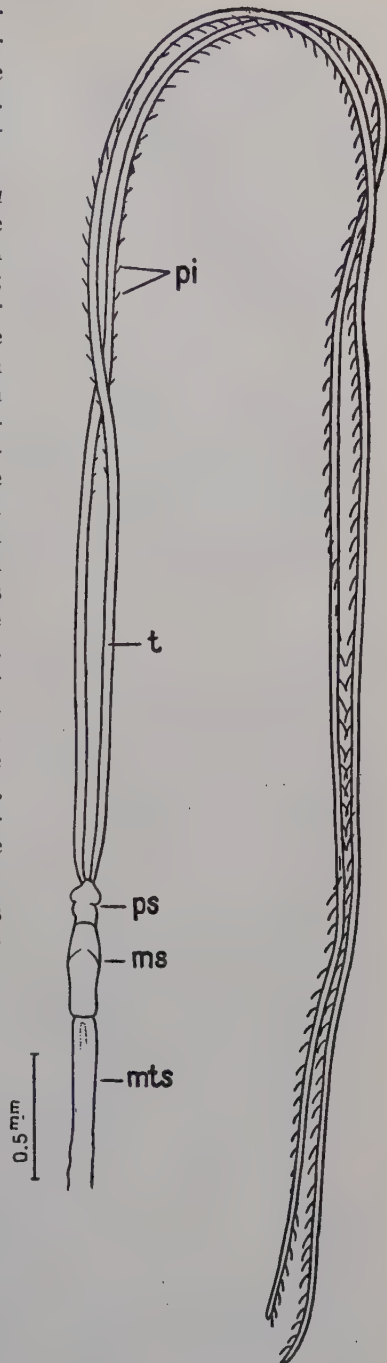


FIG. 4.

Sibogloïdes dibrachia.

Extrémité antérieure du corps, face dorsale, ms : mésosome; mts : métasome; pi : pinnules; ps : protosome; t : tentacule.

Les crêtes, unies du côté ventral, ne le sont pas du côté dorsal (Fig. 5, A, B, C, f).

On doit considérer le développement très intense des glandes tubipares pluricellulaires du mésosome comme un caractère très distinctif de l'espèce en question. Contrairement à celles de plusieurs autres Pogonophores, ces glandes sont développées, non seulement dans la partie postérieure du mésosome, mais aussi en avant du frenulum, ce qui est bien visible par transparence (Fig. A, B, C, g). La limite entre le mésosome et le métasome est bien prononcée, elle est marquée par un sillon profond, transversal dans la partie dorsale et courbé vers l'arrière dans la partie ventrale (Fig. 5, A, B, C, s¹).

Le métasome, qui est dans sa partie antérieure deux ou trois fois plus long seulement que la région antérieure du corps, porte des papilles glandulaires métamériques (Fig. 5, A, pa). Le sillon ventral est nettement prononcé. Les papilles sont arrondies, devenant de plus en plus grandes dans la direction caudale et sont privées de plaquettes de fixation. Chacune contient une grande glande tubipare. Le nombre de papilles, comptées sur un spécimen, est de 27 du côté droit et de 26 du côté gauche. La bandelette ciliée dorsale commence à la limite antérieure du métasome.

L'espèce que nous venons de décrire diffère des autres Pogonophores par le développement de 4 à 5 anneaux disposés en deux groupes à des intervalles de 1,5 à 2 mm. En arrière de la région préannulaire du corps, région qui contient les oviductes chez la femelle, se trouve le premier groupe, composé de trois anneaux étroitement liés l'un à l'autre (Fig. 5, D, an). Vers l'extrémité postérieure de la région préannulaire du tronc se trouve encore un quatrième anneau rompu du côté dorsal (Fig. 5, E, F, an). Des deux exemplaires chez lesquels j'ai réussi à étudier les anneaux, l'un possédait encore dans cette partie du tronc un cinquième anneau, immédiatement après le quatrième. Cet anneau est largement rompu du côté ventral. En arrière se trouve un fort rétrécissement du tronc unissant la partie préannulaire du métasome à la partie postannulaire (Fig. 5, E, F). Chaque anneau porte un rang régulier de plaquettes. Leur forme est celle d'un biscuit. La région médiane rétrécie de la plaquette est croisée par une ligne claire transversale qui partage la plaquette en deux parties presque égales (Fig. 5, G) ; ces parties sont occupées par deux groupes de denticules, l'un antérieur, l'autre postérieur (Fig. 5, H, da, dp). La longueur des plaquettes varie de 15 à 17 μ .

La région postannulaire du tronc est très allongée ; elle s'amincit peu à peu vers le bout postérieur. Entre les intervalles assez vastes et réguliers, sur la face ventrale du tronc, sont logées de petites papilles coniques dépourvues de plaquettes cuticulaires au sommet (Fig. 5, I, J, ppa). En face de chaque papille, du côté dorsal, se trouve un bouclier glandulaire qui se compose normalement de deux petits coussinets bombés — gauche et droit (ds). Chaque coussinet se compose d'une rosette de grandes cellules épidermiques ; au centre de la rosette se trouve un tout petit pore, qui appartient à la glande tubipare multicellulaire.

Tous les exemplaires étudiés étaient des femelles et certaines contenaient des œufs mûrs.

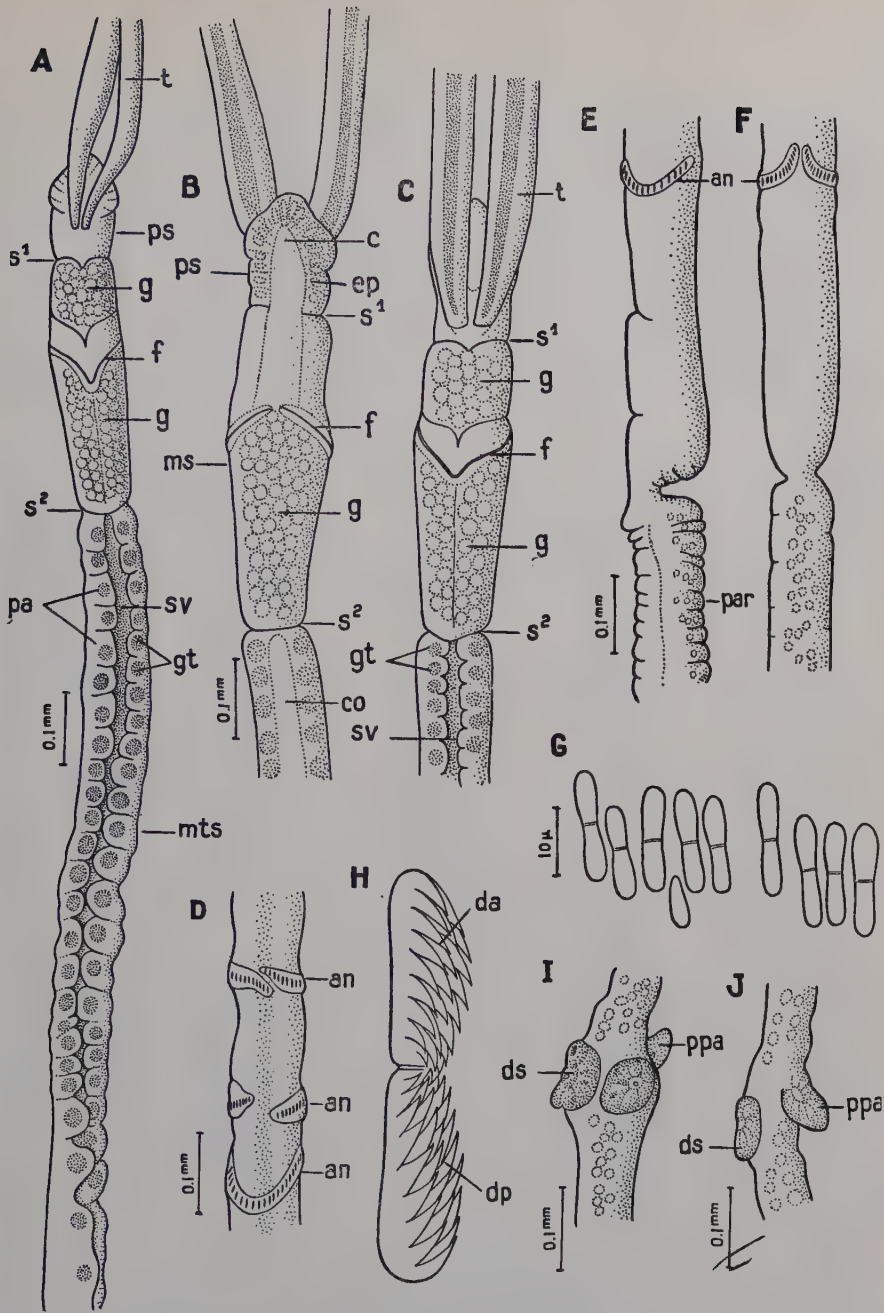


FIG. 5. — *Siboglinoides dibrachia*.

A, extrémité antérieure du corps, face ventrale. - B, région antérieure du corps, du côté dorsal. - C, la même région du côté ventral. - D, groupe d'anneaux antérieurs. - E, anneau postérieur, du côté droit. - F, anneau postérieur du côté dorsal. - G, une partie d'anneau. - H, plaquette denticulée. - I, bouclier glandulaire post-annulaire et papille du côté dorsal. - J, le même du côté droit.

an : anneau ; c : lobe céphalique ; co : bandelette ciliée dorsale ; da : denticules antérieurs ; dp : denticules postérieurs ; ds : bouclier glandulaire dorsal ; ep : épiderme ; f : frenulum ; g : glandes tubipares du mésosome ; gt : glandes tubipares du méso-some ; ms : mésosome ; mts : méso-some ; pa : papilles métamériques ; par : région postannulaire du méso-some ; ppa : papille postannulaire ventrale ; ps : protosome ; s¹ : sillon entre le protosome et le méso-some ; s² : sillon entre le méso-some et le méso-some ; sv : gouttière ventrale ; t : tentacule.

La mensuration des différentes parties du tronc dans nos échantillons a donné les résultats suivants (en mm) :

Longueur des tentacules	jusqu'à	6
Longueur de la région antérieure du corps ..		0,45 - 0,58
Largeur du mésosome		0,09 - 0,125
Longueur de la partie préannulaire du méta-		
some	jusqu'à	27
Longueur de la partie postannulaire du méta-		
some	jusqu'à	26
Longueur de tout le corps (avec les tenta-		
cules)	jusqu'à	60

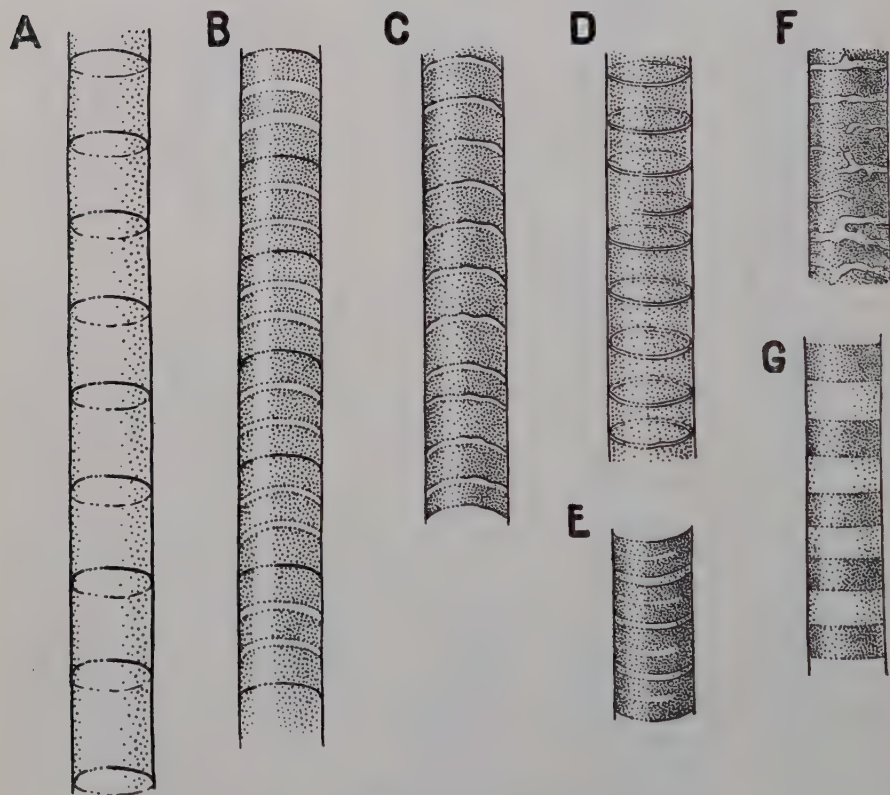


FIG. 6. — *Siboglinoides dibrachia*. Tube.

A à E, parties successives, à partir du bout antérieur.

Le tube est de couleur brun doré, il est lisse, brillant, segmenté et annelé. La partie la plus antérieure du tube est transparente, légèrement jaunâtre, mais devient vite couleur jaune paille. Les limites entre les segments sont étroites ; par réflexion, elles paraissent blanches et luisantes. Les parois du tube sont ici très minces et homogènes (Fig. 6, A). Les anneaux sombres apparaissent assez rapidement, au nombre de trois par segment. L'anneau médian est souvent un peu plus court que les deux autres. Ici, le tube est d'un brun clair ou plutôt

brunâtre et luisant (Fig. 6, B). Ensuite, ses parois deviennent plus épaisses et plus sombres ; elles prennent un luisant caractéristique et une nuance brun doré. Les intervalles entre les anneaux sont étroits et de couleur d'or clair (Fig. 6, C, D). Dans sa partie postérieure, cette région du tube (E) possède souvent des anneaux doubles. Plus près encore de l'extrémité postérieure, ces anneaux deviennent parfois irréguliers avec des bords inégaux. Les anneaux voisins sont souvent reliés par des anastomoses irrégulières (F). La partie la plus postérieure du tube a des parois minces, elle est d'un brun pâle, avec des anneaux sombres écartés (G). Le plus long tube qui ait été à notre disposition, atteint 217 mm. Son diamètre antérieur varie de 0,12 à 0,135 mm et le diamètre postérieur a 0,105 mm.

Distribution géographique : la Mer de Timor vers le sud-ouest de l'Ile Roty (profondeur 2 080 m) ; l'Océan Indien, au sud du Détroit Baly (profondeur 2 810 m) ; de même au sud de Java (profondeur 3 300 m) ; la partie occidentale de la Mer d'Arabie vers le nord-ouest de l'Ile Socotre, à l'entrée du Golfe d'Aden (profondeur 2 375 m).

Prenant en considération la ressemblance extérieure avec les *Diplobrachia*, il faut noter les caractères principaux qui distinguent de ce genre les *Siboglinoides*.

Ce sont, avant tout, les caractères typiques de l'ordre des Athecanephria, c'est-à-dire la présence de papilles postannulaires séparées et des boucliers glandulaires dorsaux. En outre, chez *Siboglinoides* manquent quelques caractères propres à *Diplobrachia* tels que la présence de petits corps cuticulaires derrière les crêtes du frenulum, ainsi que celle de plaquettes cuticulaires ; les plaquettes denticulées ont un groupe antérieur fortement développé de denticules.

La comparaison avec les représentants des Athecanephria donne des résultats assez inattendus. Il serait naturel de s'attendre à ce que *Siboglinoides dibrachia* et *Nereilinum murmanicum*, comme formes à deux tentacules présentant une grande ressemblance, puissent être placés dans un même genre. Pourtant il n'en est rien. *Siboglinoides dibrachia* est très proche du genre *Siboglinum*. Si cette forme n'avait pas deux tentacules, il serait presque impossible de trouver quelque objection sérieuse contre son inclusion dans le genre *Siboglinum*. Il est vrai que le développement de 4 à 5 anneaux n'est pas caractéristique de ce genre. Pourtant, la disposition des anneaux en deux groupes, le groupe antérieur et le groupe postérieur, est une particularité bien caractéristique, se rencontrant seulement chez les représentants des *Siboglinum*. L'autre différence, évidemment plus sérieuse, est le développement des glandes tubipares le long de tout le mésosome. Les autres Pogonophores ne possèdent pas ce caractère ; autant que nous le savons, les glandes tubipares multicellulaires en avant du frenulum ne se développent pas. Tous les autres caractères de *Siboglinoides* se manifestent sporadiquement chez des espèces différentes de *Siboglinum*. Ainsi, le développement très prononcé des denticules antérieurs sur les plaquettes des anneaux se rencontre seulement chez quelques espèces de *Siboglinum*, notamment chez les *S. pinnulatum*, *S. fedotovi*, *S. bucceliferum*, *S. hyperboreum* et *S. robustum*.

(Ivanov, 1960 a). Les boucliers glandulaires postannulaires dorsaux des *Siboglinoides dibrachia* rappellent beaucoup ceux de *Siboglinum ekmani* (Ivanov, 1960 a, p. 132, Fig. 97, D, E). La forme du lobe céphalique, le caractère du frenulum, la différenciation et la disposition des papilles antérieures sont habituels pour les espèces du genre *Siboglinum*. Bref, on pourrait classer la forme décrite, presque sans hésitation, comme une espèce de *Siboglinum* à deux tentacules.

Peut-être fallait-il agir justement ainsi ? Les faits que nous connaissons sur l'ontogénèse de l'appareil tentaculaire des Pogonophores (Ivanov, 1957 a, 1958, 1960 b), nous permettent de déduire que le deuxième tentacule, chez la forme à un seul tentacule, pourrait facilement se former au cours de la phylogénèse. Cela pourrait avoir lieu au cas où le développement ontogénétique se prolongerait quelque peu. Dans ce cas, après le premier tentacule, qui reste unique chez *Siboglinum*, s'en serait formé un autre qui viendrait compléter la paire. Cependant, dans l'hypothèse de l'origine des formes à deux tentacules à partir de formes à tentacule unique, nous admettrions le développement réversible, c'est-à-dire le rétablissement au cours de la phylogénèse, d'un organe perdu antérieurement. Etant donné que le processus en question est en contradiction évidente avec la loi de l'irréversibilité de l'évolution (Dollo, 1893), nous sommes obligés de rejeter l'hypothèse de l'origine des *Siboglinoides dibrachia* à partir des *Siboglinum* typiques. Malgré sa ressemblance avec *Siboglinum*, *Siboglinoides* a donc une origine indépendante de ce genre. Par comparaison avec *Siboglinum*, la présence de deux tentacules chez *Siboglinoides* est un caractère primitif. C'est le résultat de l'oligomérisation de la couronne tentaculaire, comme chez *Nereilinum* et, par analogie, chez *Diplobrachia*. Au point de vue systématique, il en résulte que *Siboglinum* et *Siboglinoides* sont des genres indépendants.

Nous avons déjà noté que *Siboglinoides* est beaucoup plus proche de *Siboglinum* que de *Nereilinum*. Les caractères qui distinguent *Siboglinoides* de *Nereilinum* sont : chez *Siboglinoides*, l'absence de la courbure en arrière du sillon, séparant le protosome du métasome, l'absence d'anneau glandulaire et l'entassement de cellules granuleuses de l'épiderme dans la partie antérieure du métasome, la présence de 4 à 5 anneaux, répartis en deux groupes, un fort développement des denticules antérieurs des plaquettes des anneaux, ainsi que des glandes tubipares situées en avant du frenulum et la présence de pinnules sur les tentacules. Chez *Siboglinoides*, la métamérisation secondaire et la formation des papilles dans la partie antérieure du métasome sont déjà complètement achevées tandis que chez *Nereilinum*, ces processus sont encore au début de leur développement. Comme pour les Oligobrachiidae, le manque de papilles et de métamérisation secondaire dans la partie antérieure du tronc est caractéristique, il est évident que les *Siboglinoides* peuvent être placés dans la famille des Siboglinidae.

Diagnose du genre *Siboglinoides* :

Siboglinidae à deux tentacules. Les glandes tubipares remplissent tout le mésosome. 4 à 5 anneaux de plaquettes denticulées forment deux groupes, un antérieur et un postérieur. La région préannu-

laire porte dans sa partie antérieure, des papilles de fixation à disposition métamérique. Les plaquettes cuticulaires manquent. La région postannulaire possède des papilles ventrales et des boucliers glandulaires dorsaux.

Type du genre : *Siboglinoides dibrachia*.

Donc, dans chacun des deux ordres de Pogonophora, on trouve des formes à deux tentacules. La ressemblance entre elles se limite à ce caractère et nous apparaît comme le résultat d'évolutions parallèles.

Il a été démontré que l'état primitif de la structure de l'appareil tentaculaire est caractérisé par la présence d'un petit nombre (6 à 8) de tentacules géminés qui ne sont pas attachés les uns aux autres (Ivanov, 1957 b, 1959, 1960 a, b). Parmi les *Athecanephria*, ce caractère est propre aux *Oligobrachia* et parmi les *Thecanephria*, aux *Heptabrachia*. Dans les deux ordres, il existe deux modes d'évolution de l'appareil tentaculaire ; l'un de ces modes est l'augmentation de leur nombre (polymérisation des tentacules), l'autre est la diminution de leur nombre (oligomérisation au sens de Dogiel, 1954).

Pourtant, le développement ontogénétique de la couronne tentaculaire n'a été étudié que dans l'ordre des *Athecanephria*. C'est chez les *Oligobrachia* que les tentacules se forment tour à tour, d'abord par apparition du tentacule droit, puis du tentacule gauche antérieur formant une paire avec le premier. Quoique les observations sur la formation des autres tentacules manquent, il est clair qu'ils se développent tous plus tard (Ivanov, 1957 a, 1958). D'autre part, on sait que l'unique tentacule de *Siboglinum* est homologue du premier tentacule d'*Oligobrachia* : c'est le tentacule droit antérieur ; simplement, les autres tentacules de *Siboglinum* ne se développent pas. Maintenant, nous connaissons encore deux genres d'*Athecanephria* ayant une couronne tentaculaire fortement oligomérisée, ce sont *Nereilinum* et *Siboglinoides*. Il est évident qu'ils occupent une position intermédiaire entre *Oligobrachia* et *Siboglinum* ; leur tentacule droit correspond au tentacule qui apparaît le premier dans l'ontogénèse chez les *Oligobrachia* et qui reste unique chez les *Siboglinum*, tandis que le tentacule gauche est l'homologue du deuxième tentacule des *Oligobrachia*.

Chez les *Thecanephria*, le développement embryonnaire de l'appareil tentaculaire n'a pas été étudié, mais il n'y a pas de raison de penser que ce développement s'effectue autrement que chez les *Oligobrachia*. Les deux tentacules de *Diplobrachia* sont probablement homologues de la paire de tentacules antérieurs des *Oligobrachia* ; il semble qu'ils représentent tout ce qui subsiste chez *Diplobrachia* de la couronne tentaculaire complète de ses ancêtres.

Pourtant, parmi les *Thecanephria*, le genre *Diplobrachia* n'est pas le seul à posséder deux tentacules. Comme me l'a aimablement communiqué Mme le Dr E. Southward, elle a sous presse un grand travail sur les Pogonophores de la région de l'Archipel Malais. Dans ce mémoire, elle décrit entre autres, le nouveau genre *Sclerolinum* qui a, lui aussi, deux tentacules. Selon l'opinion de Mme Southward, *Sclerolinum* appartient aux *Thecanephria* et présente toute une série

de caractères communs avec le genre *Zenkevitchiana*. Son appartenance aux *Thecanephria* est attestée, entre autres, par la forme de ses spermatophores foliacés.

Pourtant, nous ne connaissons pas encore parmi les *Thecanephria* de formes à un seul tentacule comme chez *Siboglinum*, mais l'existence de pareilles formes me paraît probable.

Резюме

Среди погонофор, собранных в последнее время советскими морскими экспедициями, есть несколько новых форм неродственных друг другу, но сходных наличием всего двух или трех щупалец. Одна из них, обнаруженная у берегов южной Индии (31-й рейс "Витязя") принадлежит к роду *Diplobrachia* из отряда *Thecanephria*. В данной статье описываются две другие формы — *Nereilinum murmanicum* и *Siboglinoides dibrachia*, относящиеся к отряду *Athecanephria*.

Nereilinum murmanicum был недавно обнаружен у берегов Мурман в Баренцевом море (Москалев, 1961) и сперва был определен как представитель рода *Oligobrachia*. Однако многие важные признаки говорят против родства с этим родом. *Nereilinum* имеет метамерные дорзальные железистые щитки и одиночные вентральные папиллы в постаннулярной области туловища, а также веретеновидные сперматофоры. Это основные признаки отряда *Athecanephria* (Иванов, 1957 b).

Замечательно, что *Nereilinum* лишен прикрепительных папилл и не имеет метамерии в передней части туловища. Просвечивающие здесь тубипарные железы располагаются в беспорядке в боковых валиках, как у *Oligobrachia*. По этому весьма примитивному признаку *Nereilinum* должен быть причислен к семейству *Oligobrachiidae*.

Несколько особей *Siboglinoides dibrachia* было найдено в разных частях Индийского океана во время работ 31-го рейса "Витязя" в 1959 и 1960 годах. Подобно мурманской форме, этот вид обладает постаннулярными железистыми щитками и папиллами и, следовательно, тоже относится к *Athecanephria*. Однако, в отличие от мурманской формы, *Siboglinoides* обнаруживает родство не с *Oligobrachia*, а с *Siboglinum*. Как у последнего, передний отдел туловища снабжен парными метамерными папиллами. Другие признаки (особенности поясков, зубчатых пластинок, покровов в передней части метасомы и т. п.) также настолько характерны для *Siboglinum*, что *Siboglinoides dibrachia* можно было бы характеризовать как двущупальцевый вид *Siboglinum*. *Siboglinoides* следует причислить к семейству *Siboglinidae*.

Таким образом в каждом из двух отрядов *Pogonophora* имеются формы с двумя щупальцами. Сходство между ними ограничивается в сущности этим признаком и является результатом параллельной эволюции. Более того, очень вероятно, что и в пределах *Athecanephria* двущупальцевое состояние развилось также независимо у *Oligobrachiidae* (*Nereilinum*) и у *Siboglinidae* (*Siboglinoides*).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- DOGIEL, V.A., 1954. — L'oligomérisation des organes homologues comme une voie importante de l'évolution des animaux. Leningrad, pp. 1-368 (en russe).
 DOLLO, L., 1893. — Les lois de l'évolution. Bull. Soc. Belg. Geol., 7, pp. 164.
 IVANOV, A.V., 1957a. — Développement embryonnaire des Pogonophora. Journ. Zool., 36 (8), pp. 1127-1144 (en russe).
 IVANOV, A.V., 1957b. — Neue Pogonophora aus dem nordwestlichen Teil des Stillen Ozeans. Zool. Jahrb., Abt. Syst., 85 (4/5), pp. 431-500.

- IVANOV A.W., 1958. — Ein Beitrag zur Embryonalentwicklung der Pogonophoren. *Sowietwissenschaft, Naturwissenschaftlichen Beiträge*, 10, pp. 1068-1086.
- IVANOV, A.V., 1959. — Voies de l'évolution dans la classe des Pogonophores. *Trudy Inst. Morphol. Acad. Sc. U.R.S.S.*, 27, pp. 274-279 (en russe).
- IVANOV, A.V., 1960a. — Pogonophores. *Faune de l'U.R.S.S., nouvelle série*, 75, pp. 1-271 (en russe).
- IVANOV, A.V., 1960b. — Embranchement des Pogonophores. *Traité de Zoologie*, publ. P. Grassé, 5, fasc. 2, pp. 1521-1622.
- MOSCALEV, L.I., 1961. — Pogonophores dans la mer de Barentz. *Doc. Acad. Sc. U.R.S.S.*, 137 (3), pp. 730-731 (en russe).
- SOUTHWARD, E.C. and SOUTHWARD, A.J., 1958. — On some Pogonophora from the north-east Atlantic, including two new species. *Jour. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 37 (3), pp. 627-632.

VARIATIONS OF COPPER CONCENTRATIONS IN *CARCINUS MAENAS*

by

G. A. Kerkut, P. M. Moritz

and

K. A. Munday

Department of Physiology and Biochemistry
The University of Southampton

Résumé

1. — La teneur en cuivre des tissus du crabe *Carcinus maenas* a été cherchée. Les valeurs obtenues, en γ/g . de poids frais des tissus, sont : carapace, 9,6 ; branchies, 38,5 ; intestin antérieur, 10,0 ; intestin, 6,9 ; muscle, 9,6 ; cœur < 3 ; sang, 15-150 ; hépato-pancréas, 20-125.
2. — D'après des analyses bi-mensuelles du sang et de l'hépatopancréas réparties sur deux ans, le sang a une teneur en cuivre supérieure à celle de l'hépatopancréas.
3. — Il existe une variation annuelle de la teneur en cuivre du sang, avec un minimum au moment de la mue. La chute de la teneur en cuivre avant la mue est graduelle.
4. — Il n'y a pas d'apparence de transfert du cuivre de l'hépatopancréas dans le sang après la mue. Au lieu de cela, l'accroissement de la teneur en cuivre dans les deux tissus est interprété comme une absorption active du cuivre du milieu par l'animal.
5. — Le cuivre du sang n'est pas considéré comme existant sous forme d'ion puisque il n'est pas en équilibre libre avec un dialysat.
6. — Les animaux placés dans des solutions riches en cuivre l'accumulent dans l'hépatopancréas et non dans le sang.

INTRODUCTION

The presence of copper in animal tissues was first demonstrated when Harless (1847) showed its combination with the blood protein of the snail. Subsequent work has indicated that invertebrates generally contain appreciably higher concentrations of copper than either vertebrates or plants. Invertebrates are also able to accumulate copper within their bodies, as shown by Melvin (1931) in many insects, and it is now generally accepted that copper is assimilated from the environment and concentrated in the tissues. Little information is at present available as to the mode of transport of copper in the body, or on its accumulation in marine animals, despite its widespread use as a toxic agent in antifouling paints. We have made a study of seasonal variation in the copper levels of an estuarine crab, *Carcinus maenas*, subjected to the variations occurring in a typical industrial estuary—Southampton Water. The copper levels in the haemolymph

have been paralleled by studies of the seasonal variations in the hepatopancreas, as this organ is known to be an active metabolising site in *Carcinus*. (Munday and Thompson 1961.)

Copper levels are correlated where possible with the stage of ecdysis of *Carcinus maenas* as defined by Drach (1939).

METHODS

Animals

Carcinus maenas were taken from near and at the water intakes of the electricity generating station at Marchwood, Southampton. This station on the south bank of a mile wide estuary receives industrial effluent from Southampton Docks and also from industrial factories on both sides of Southampton Water.

Animals were collected at regular intervals and maintained in the laboratory in estuarine (80%) sea-water aquaria for periods of up to seven days before sampling. Only active animals in good condition were used for sampling and assay studies.

All analyses of haemolymph recorded in this paper were carried out on samples taken before clotting had commenced to avoid any possibility that this would affect the copper levels.

Sampling

Haemolymph was collected by a finely drawn glass micro-pipette inserted through the arthrodial membrane at the base of walking legs (Robertson 1937, 1939, and Morrison 1952). The haemolymph was placed in a small watch glass and duplicate 0.2 ml samples then pipetted accurately into a pyrex boiling tube.

The hepatopancreas was removed, well washed in Plymouth sea water to remove all traces of haemolymph, and dried on absorbant tissue paper. The wet weight was accurately determined by weighing on a small glass cover-slip. The coverslip and tissue were then dried in an electric oven (at 110°C) overnight, and the dry weight determined. Hepatopancreas tissue samples were taken in triplicate, whenever possible.

Copper Estimations

The micro method of analysis used for estimation of the bound copper was that of Eden and Green (1940) with minor modifications to suit the various tissues. By this method a wide concentration range of copper varying between 1 - μg could be accurately estimated for very small samples.

All reagents were AR quality and the 0.5% ethyl ammonium-diethyl - dithiocarbamate solution (D.D.C.) was freshly prepared with glass distilled water each week and stored in a dark glass-stoppered

bottle in a refrigerator. Standard copper solutions were kept in a dark refrigerator to prevent bacterial growth. Iron interferes with the colour reaction of the D.D.C. copper complex and has to be removed before estimation of the copper. Analytical reagent, ammonium citrate—frequently used for this purpose—contains minute amounts of copper, and instead a 4% AR sodium pyrophosphate solution, which forms a complex with iron in alkaline solutions was used. Phosphate precipitation may be prevented by avoiding complete evaporation of the acid residue before addition of the ammonium hydroxide.

Oxidation of the tissues was effected by perchloric acid and the residual acid removed by sulphuric acid. Both acids were added slowly in the cold to sample tubes and the temperature gradually increased to the maximum after 15 minutes. This prevented spontaneous combustion of the perchloric acid. Oxidation proceeds for

TABLE I

% recovery of added copper from *Carcinus maenas* blood

Volume of blood sample 0.2 ml. Copper concentration in blood, before addition of standard amounts of copper, varies between 9-15 $\mu\text{g/ml}$. Means $\pm$ standard errors. Number of results in parenthesis.

Copper added (μg)	% copper recovered
5	102.7 $\pm$ 1.04 (6)
10	100.5 $\pm$ 0.62 (5)
15	101.1 $\pm$ 0.48 (4)
20	98.1 $\pm$ 0.62 (5)

several hours and after the perchloric acid has evaporated leaves a colourless fuming liquid containing soluble copper sulphate. This is neutralised with ammonium hydroxide and after some hours the excess ammonia evaporates. The residues were then transferred to small 30 ml screw-topped bottles by rinsing with the sodium pyrophosphate solution and two washings of glass distilled water. The efficacy of these final washings was routinely checked by addition of a few drops of D.D.C. reagent to the final washing.

The copper-diethyl dithiocarbamate complex was shaken and after a few minutes to develop its yellow colour, was then extracted by shaking for 30 seconds with isoamyl alcohol. The alcohol-copper-complex layer readily separated and if the copper concentrations were too great for the volume of alcohol added, a dark brown precipitate appeared at the bottom of the alcohol layer. This readily dissolved if the volume of alcohol was increased. The colour intensity of the solutions was measured by a Hilger Absorptiometer with violet filter, and compared with copper standards containing 0-100 μg total, using various volumes of amyl alcohol for extraction. The efficacy of this method was checked by adding concentrations of copper varying between 5 μg - 20 μg to 0.2 ml haemolymph samples from the crab. The percentage recovery is shown in Table I.

RESULTS

1. The concentration of copper in the various tissues of the crab.

The tissues of the crab *Carcinus maenas* were removed and analysed for their copper content. The values obtained expressed as μg copper per gm wet weight of tissues, were as follows: Carapace 9.6; gill 38.5; foregut 10.0; intestine 6.9; muscle 0.6; heart (washed) less than 3.0. The hepatopancreas and the blood showed considerable variation in their copper content, depending upon the time of year and the moult condition of the crab. Hepatopancreas values varied between 15-150 $\mu\text{g}/\text{gm}$ whilst those for the haemolymph were 20-125 $\mu\text{g}/\text{gm}$. The blood and hepatopancreas had values that were in general much higher than those for the other tissues; the high value of the gills most probably being due to the blood contained in them.

These results obtained for *Carcinus* agree with those of Zuckerkandl (1959) for *Maia* where he also found that the haemolymph and hepatopancreas were the two main copper containing tissues. However, we found slightly higher values in the other tissues compared with Zuckerkandl (1959) in that he reports less than 4 μg copper per gram wet weight for all other *Maia* tissues studied.

2. Seasonal variations in the copper concentration of the haemolymph and the hepatopancreas.

The seasonal variations in the copper concentration of the haemolymph and the hepatopancreas of the crab throughout the year were determined by taking a number of crabs each week and carrying out duplicate determinations of the copper content of the two tissues of each individual animal. The results were then tabulated and a frequency histogram plotted to determine the nature of the distribution of the various concentration values. A representative histogram is shown in Fig. 1. This shows the copper concentration in the haemolymph and the hepatopancreas in the months July-August, 1959. There can be seen to be a wide spread of the copper concentrations, the highest concentration in the haemolymph was 160 $\mu\text{g}/\text{gm}$ wet weight whilst the highest for the hepatopancreas was 175 μg . The maxima are clearly similar. On the other hand there is a marked difference in the distribution of the copper values between the two tissues; in general it can be seen that the hepatopancreas levels are lower than those of the blood. (Fig. 1.) The mean values reflect this and for the hepatopancreas are $57.0 \mu\text{g}/\text{g} \pm 0.43$, and for the haemolymph $88.46 \mu\text{g}/\text{ml} \pm 0.36$. Table 2 summarises the values for the copper content of the haemolymph and the hepatopancreas over the whole November 1957 to September 1959 period. The values are again given in terms of μg copper per gram

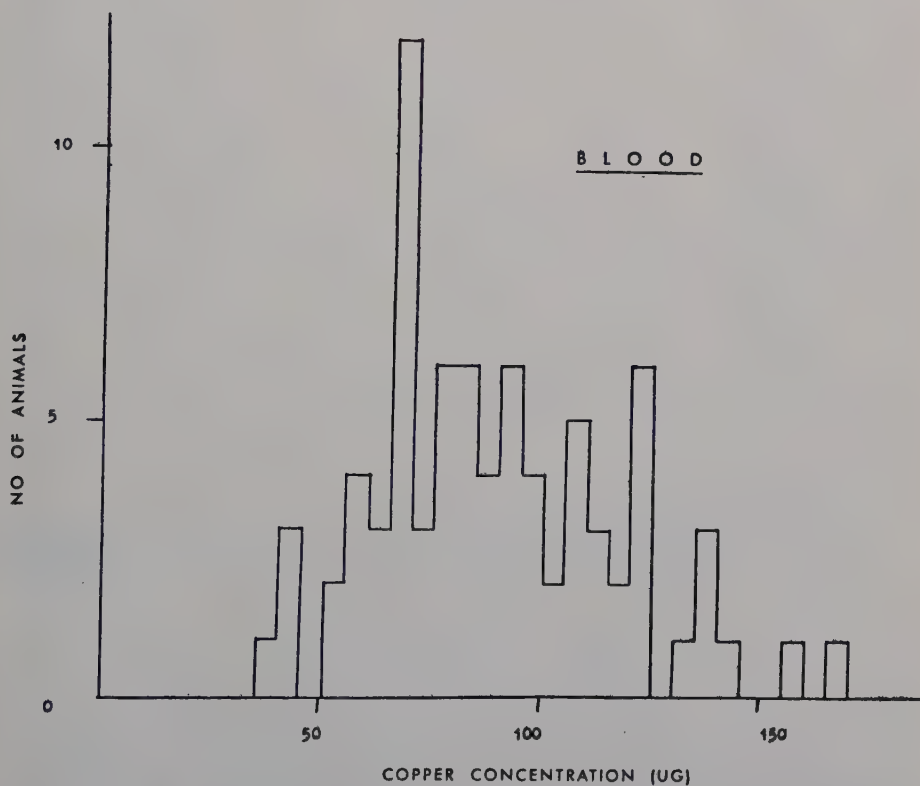
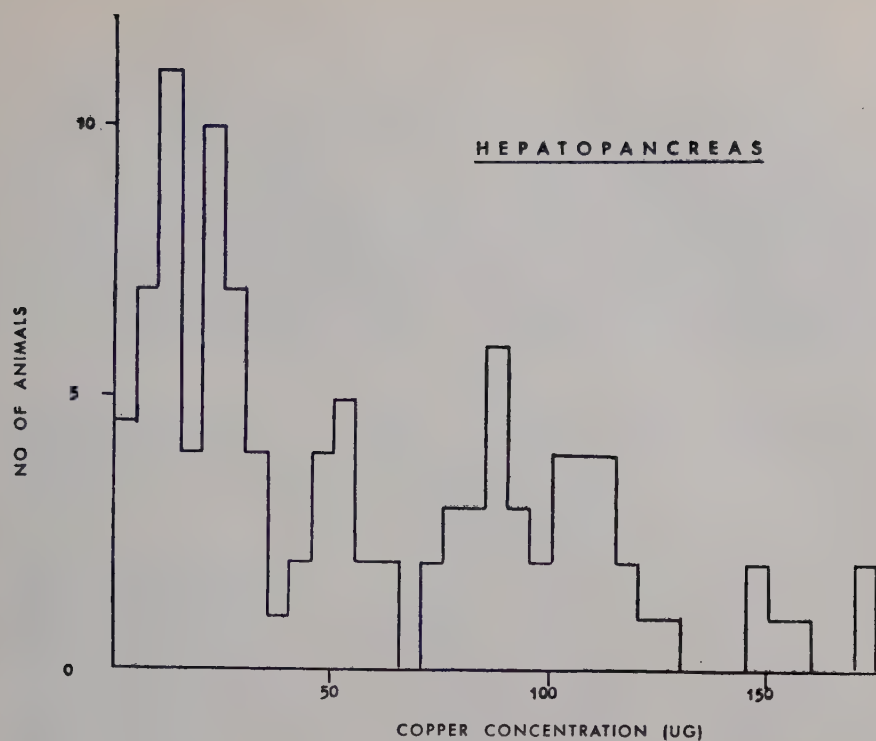


FIG. 1. — Histogram showing the copper concentration in the hepatopancreas and haemolymph of *Carcinus maenas*, July-Aug. 1959.

wet weight of tissue. Means are quoted together with their standard error. The number in brackets refers to the number of animals used; the variation being due to the availability of the crabs. Of the eleven pairs of monthly figures, only one set, March-April 1959, had no significant difference between the haemolymph and the hepatopancreas copper content. In two others, November 1957 and April-May 1958, the hepatopancreas had the higher copper content. In the other eight readings the haemolymph was significantly greater than the hepatopancreas. Thus the first conclusion that can be

TABLE 2

Seasonal variation in hepatopancreas and haemolymph Copper concentrations of *Carcinus maenas*

Copper expressed as μg copper/grm wet weight for hepatopancreas and as $\mu\text{g}/\text{ml}$ for haemolymph.
Number of animals sampled in parenthesis.
Means $\pm$ standard error.

Date	Hepatopancreas	Haemolymph
Nov. 57)	73.0 $\pm$ 0.68 (69)	60.8 $\pm$ 0.47 (61)
Dec. 57)		
Jan. 58)	23.1 $\pm$ 0.93 (23)	53.9 $\pm$ 1.81 (21)
Apr. 58)		
May 58)	53.1 $\pm$ 1.29 (35)	37.9 $\pm$ 0.57 (35)
July 58)		
Aug. 58)	35.1 $\pm$ 0.32 (58)	61.3 $\pm$ 0.50 (41)
Sept. 58)		
Oct. 58)	42.1 $\pm$ 0.65 (42)	79.4 $\pm$ 0.55 (36)
Nov. 58)		
Dec. 58)	42.8 $\pm$ 1.43 (27)	89.2 $\pm$ 1.55 (27)
Jan. 59)		
Feb. 59)	41.9 $\pm$ 0.92 (25)	72.0 $\pm$ 1.80 (23)
Mar. 59)		
Apr. 59)	58.2 $\pm$ 0.68 (56)	55.1 $\pm$ 0.75 (46)
May 59)		
June 59)	41.6 $\pm$ 0.43 (76)	78.2 $\pm$ 0.72 (50)
July 59)		
Aug. 59)	57.0 $\pm$ 0.43 (101)	88.5 $\pm$ 0.36 (72)
Sept. 59)	42.0 $\pm$ 0.46 (58)	65.2 $\pm$ 0.62 (40)

drawn from these results is that in general the haemolymph contains more copper than does the hepatopancreas.

The second point concerns the variability of the copper content. One of the major problems that faced us was the nature of this variability; was it due to individual differences between the animals or was there a seasonal variation correlating with the yearly ecdysis cycle? Our results in Table 2 give the copper levels over two successive years and it is striking that there is no marked copper accumulation or loss in any given month. Thus the hepatopancreas values for July-August 1958 were $35.1 \mu\text{g}/\text{g} \pm 0.32$, and for July-August 1959, $57.0 \mu\text{g}/\text{g} \pm 0.43$. The results for the haemolymph show no better agreement ($61.3 \mu\text{g}/\text{ml} \pm 0.50$ and $88.5 \mu\text{g}/\text{ml} \pm 0.36$ respectively). *Carcinus* in both years tended to ecdyse in the months March-April

and thus the variation between successive July-August series was not due to any variation in the animal's ecdysis pattern.

The third point that these figures shows is that there is a significant difference between the copper levels in the haemolymph and the hepatopancreas in successive months. This must mean that something of importance was happening to the copper levels of crabs throughout the year but that the absolute level was not comparable between the same months of different years. Figure 2 shows this variation in graphical form and it can be seen that there is, in general,

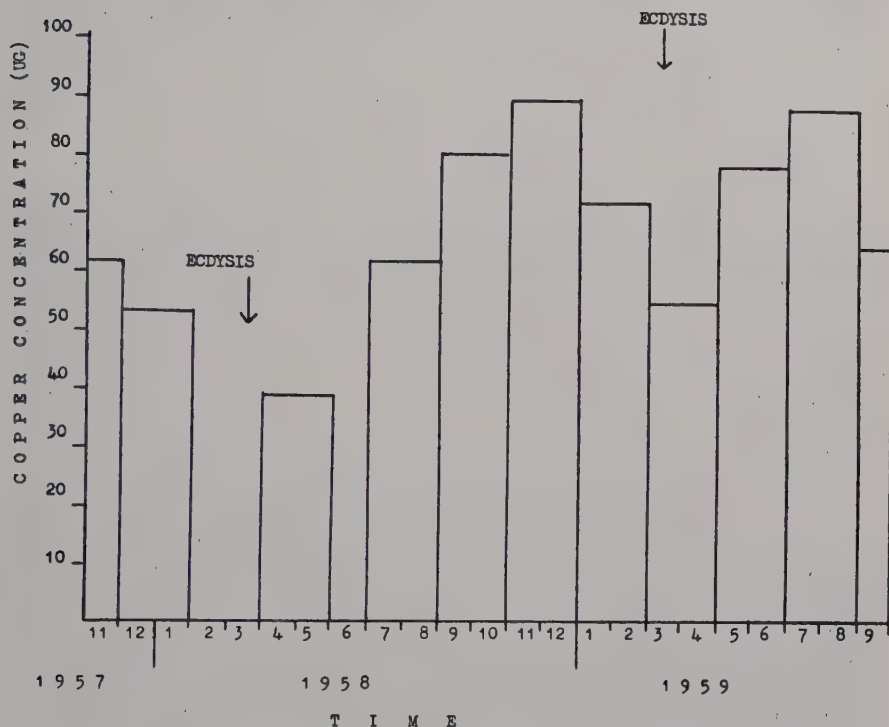


FIG. 2. — Histogram of the copper concentration in *Carcinus maenas* collected throughout the time.
November 1957 to September 1959.
The values shown are the values in the blood.

a lower value of copper in the haemolymph at the time of ecdysis. A possible interpretation of this will be discussed in the following section.

Discussion

The experimental results reported above show that the majority of copper in the crab is localised in the blood and hepatopancreas. The copper in the blood is mainly bound to the protein and amino acids since dialysis experiments that we have carried out on freshly

drawn *Carcinus* haemolymph failed to give any copper in the dialysate. Hence the copper in the blood must be chelated or bound in some manner. (It is interesting to record that even if 50 μg of copper tartrate is added to 0.5 ml of *Carcinus maenas* haemolymph, it is still not possible to obtain repeatable dialysate values for copper even after three days of dialysis against distilled water.)

The precise state of the copper in the hepatopancreas is not clear. There is a certain amount of blood removed together with the hepatopancreas, but the hepatopancreas can at times in the normal animal have a higher concentration of copper than the surrounding blood. In November 1957 our readings show that the hepatopancreas had 20% more copper than the blood. This indicates that the hepatopancreas is capable of concentrating and storing the copper. In general, however, the blood had a higher copper content than did the hepatopancreas, and consequently the concentrating capacity of the hepatopancreas is not frequently used.

We have confirmed the ability of the hepatopancreas to store copper by placing animals in sea-water containing added copper. Thus the average monthly values of copper in the hepatopancreas of animals taken freshly from the Solent was 41.6 $\mu\text{g/g}$. The average values for animals kept for 24 hr in sea water containing 12.5 mg% copper tartrate was 82 $\mu\text{g/g}$. That for animals kept for 48 hr in this solution was 95.3 $\mu\text{g/g}$. Animals kept for 72 hrs in 50 mg% copper tartrate solution had hepatopancreas values for copper of 130 $\mu\text{g/g}$. The blood of all these animals had copper values that fell within or below the normal range (78.2 ± 0.72 $\mu\text{g/ml}$).

The main problem presented by our experimental results was the nature of the variation of the copper content in *Carcinus*. We found considerable individual variation between animals, even though precautions were taken to obtain animals in approximately the same stage of the moult cycle, and of similar size. Even with the individual variations discounted, we found a marked monthly variation in the copper content of both the blood and hepatopancreas. The picture is somewhat similar to that described by Zuckerkandl (1959) where he extracted blood from individual specimens of *Maia* throughout the moult cycle and showed that the copper content in the haemolymph rapidly increased prior to ecdysis. This haemolymph copper comes from the hepatopancreas in *Maia*, and the copper level fell rapidly as the animal passed to Stage B after ecdysis. The whole cycle took approximately 9 months. Our crabs moulted over the months March-April, and we found a definite rise in the copper concentration of the blood at this time. But our results differ in that we appear to obtain a fall in the copper content of the blood prior to the advent of ecdysis. Furthermore, the levels as traced over two years, were not identical. Thus in 1958, the post ecdysis crabs had a level of 37 $\mu\text{g/ml}$, whilst in 1959, the crabs had a value of 55 $\mu\text{g/ml}$. Our results, however, confirm Zuckerkandl's (1959) general conclusion that the copper concentration in the blood is low at moulting. We differ in that our results suggest that the haemolymph concentrations begin to fall before ecdysis, and also the hepatopancreas copper content does not oppose the pattern of the haemolymph copper content. Zuckerkandl (1959) found that as the blood copper rose over the

initial seven months toward the onset of the next moult, so the hepatopancreas copper content decreased. We found that in general hepatopancreas copper content increased as the blood copper concentration increased. This suggests *Carcinus* is taking up copper from the sea water rather than translocating it around the body. This is what happens in the last three weeks of the moult cycle of *Maia* when both hepatopancreas, and blood copper increased (Zucker-kandl 1959).

These studies on the variation in copper content of the tissues of *Carcinus maenas* in its natural habitat, have provided us with background information with which it is hoped to study the nature of the toxic action of copper poisoning in Crustacea.

Acknowledgments

We are indebted to the Director of Navy Contracts, H.M. Admiralty, and Dr. C.D. Lawrence, Superintending Scientist, Central Dockyard Laboratory, for financial support and assistance on this project.

Summary

1. The tissues of the crab *Carcinus maenas* were analysed for their copper content. The values we obtained were carapace, 9.6; gill 38.5; foregut 10.0; intestine 6.9; muscle 9.6; heart, less than 3; blood 15-150; hepatopancreas 20-125; the values being in μg copper/g. wet weight of tissue.
2. Throughout bi-monthly analyses of both the blood and hepatopancreas of the crab over two years, the blood had a higher copper content than the hepatopancreas.
3. There is a yearly variation in the blood copper content, with a minimum at the time of ecdysis. The fall in copper content before ecdysis being gradual.
4. There is no indication of the transfer of copper from the hepatopancreas to the blood after ecdysis. Instead the increase in copper in both tissues is interpreted as an active uptake of copper by the animal from the environment.
5. The copper in the blood was not considered to be in an ionic state since it was not in free equilibrium with a dialysate.
6. Animals placed in copper rich solutions, accumulated copper in the hepatopancreas, not the blood.

REFERENCES

- DRACH, P., 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes. *Ann. Inst. océanogr. Monaco*, 19, pp. 103-391.
- EDEN, A., and GREEN, H.H., 1940. — Microdetermination of copper in biological materials. *Biochem. J.*, 34, pp. 1202-1208.
- HARLESS, E., 1847. — Ueber das blaue blut einigen virbel losen. Thiere und dessem kupfergehalt. *Müller. Arch. Anat. u. Physiol.*, 148, pp. 148-156.
- MELVIN, R., 1931. — A quantitative study of copper in insects. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 24, pp. 485-488.
- MORRISON, P.R., and MORRISON, K.C., 1952. — Bleeding and coagulation in some Bermudan Crustacea. *Biol. Bull.*, 103, pp. 395-406.

- MUNDAY, K.A., and THOMPSON, B.D., 1961. — The operation of the tricarboxylic acid cycle in a « sub-cellular » preparation from the hepatopancreas of *Carcinus maenas*. *Comp. Biochem Physiol* (in press).
- ROBERTSON, J.D., 1937. — Some features of the calcium metabolism of the shore crab *Carcinus maenas* Pennant. *Proc. Roy. Soc., Lond. B.*, 124, pp. 162-182.
- ROBERTSON, J.D., 1939. — The inorganic composition of the body fluids of three marine invertebrates. *J. Exp. Biol.*, 16, pp. 387-397.
- ZUCKERKANDL, E., 1959. — Hémocyanine et cuivre chez un crustacé décapode dans leurs rapports avec le cycle d'intermue. *Thèse Paris*, 329 pp.

SUR UNE NOUVELLE ESPÈCE DE POLYCHÈTE *SPHAERODORIDIUM COMMENSALIS*,

n. gen., n. spec.

(Polychaeta Errantia, famille des SPHAERODORIDAE)
VIVANT EN COMMENSAL DE
TEREBELLIDES STROEMI SARS

par

Jörgen Lützen

Marinbiologisk Laboratorium, Helsingør, Danemark.

Résumé

Un cas très remarquable de commensalisme est ici signalé. Le commensal décrit est un petit polychète, *Sphaerodoridium commensalis*, n.gen., n.sp., appartenant à la famille des Sphaerodoridae. Quelques observations faites sur la nature des relations entre l'hôte et le commensal sont signalées.

Tous les commensaux ont été récoltés dans la couronne tentaculaire de l'hôte (qui semble être leur milieu naturel) où ils paraissent trouver une abondante nourriture parmi les particules de détritus circulant le long des tentacules.

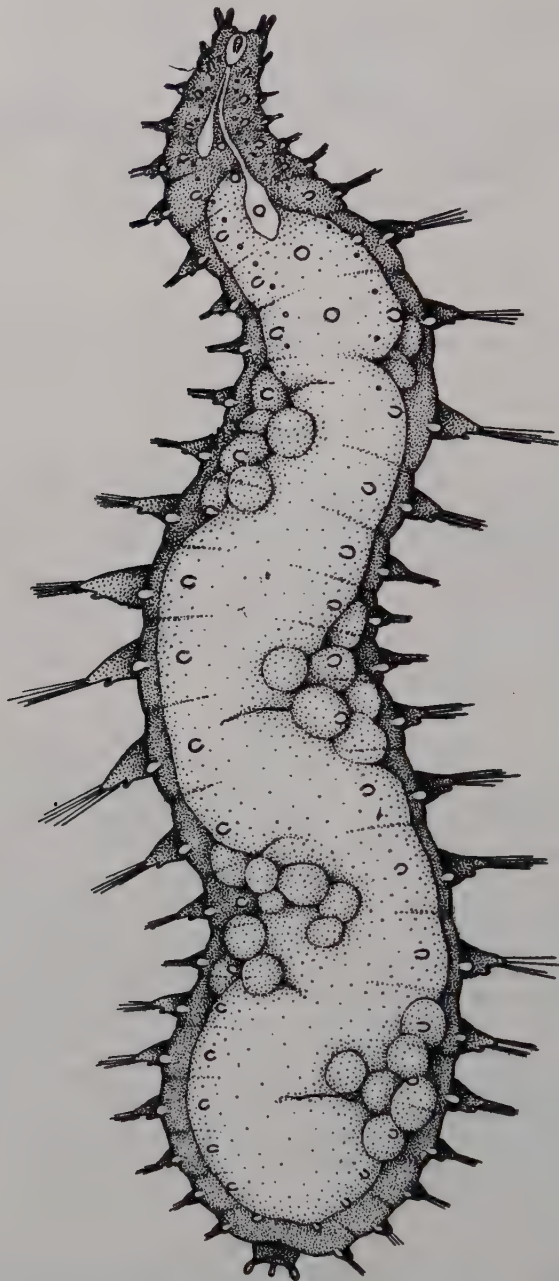
Une révision du groupe faite par l'auteur l'amène à conclure à l'existence de deux genres de la famille : *Sphaerodorum* (remplaçant *Ephesia*) et *Sphaerodoridium* n. gen. (remplaçant *Sphaerodorum*).

Au cours de travaux de recherche faunistique entrepris par l'auteur dans le Gullmarfjord (Côte Ouest de la Suède) une localité à fond vaseux (« soft bottom » des auteurs anglais) a été particulièrement étudiée. Le Polychète sédentaire *Terebellides stroemi* est spécialement abondant dans cette localité, très proche de la Station Zoologique de Kristineberg (île de Blåbergsholmen) ; on peut ramener en moyenne 20 à 30 individus à chaque coup de drague. Accidentellement, l'auteur avait pu observer, se déplaçant dans la couronne tentaculaire de *T. stroemi*, un Polychète de petites dimensions et de couleur blanchâtre. De nouvelles captures permirent de recueillir plusieurs autres exemplaires de ce commensal qui se trouvait, à quelques exceptions près, toujours dans la couronne tentaculaire de l'hôte. Cette association n'ayant jamais été signalée auparavant, l'auteur en recueillit de nombreux exemplaires au cours de l'été 1960, en vue d'une étude plus approfondie de ce commensal qui s'avérait être une nouvelle espèce de Polychète de la famille des Sphaerodoridae. La diagnose suivante peut être donnée :

Sphaerodoridium commensalis n. gen., n. spec.

Jusqu'à 5 mm de long, 26 sétigères. Tête avec 4 antennes, 1 cirre médian et une paire de cirres tentaculaires. Pas d'yeux. Un pharynx musculeux. La partie dorsale de chaque sétigère munie de 5 capsules disposées en rangées longitudinales ; dans les sétigères 2-7, 1 capsule

médiane impaire. Parapodes uniramés portant un cirre ventral. 3-5 soies simples dans chaque parapode.



Sphaerodoridium commensalis n. gen., n. sp.

Le spécimen-type est déposé au Musée Zoologique de Copenhague.

MÉTHODES D'INVESTIGATION ET MATÉRIEL

Terebellides stroemi a été recueilli avec la drague à mailles fines, appareil à rendement nettement supérieur à la drague circulaire de Holmgren, et qui, pour nos besoins semble être le plus efficace instrument de travail.

On devait éviter de râcler trop énergiquement le contenu de la drague, ce qui eût entraîné la mutilation de la couronne tentaculaire de l'hôte et, par conséquent, la perte d'un grand nombre de commensaux capturés. Les imperfections de la technique de capture sont sans doute responsables du très faible taux d'infestation et il est d'ailleurs très probable que le taux réel est plusieurs fois plus élevé que celui qu'il est possible d'observer.

Après capture, chaque *Terebellides* a été examiné soigneusement à la loupe binoculaire. Sur 1.065 individus recueillis, 37 spécimens de *Sphaerodoridium* ont été trouvés (soit 3,5 pour cent) (1). La liste ci-dessous donne un aperçu de la fréquence du commensal :

DATE DE CAPTURE	NOMBRE DE <i>T. stroemi</i> ÉTUDIÉS	NOMBRE DE <i>Sphaerodoridium</i>
7.6.60	85	1
22.6.60	140	3
27.6.60	222	11
8.7.60	150	1
12.7.60	161	8
2.8.60	144	8
10.8.60	163	5

Tous les exemplaires ont été étudiés et dessinés sur le vivant.

DESCRIPTION

Sur les tentacules de l'hôte ou isolé dans une boîte de Petri, l'animal se présente sous une forme allongée rappelant une saucisse, la partie antérieure souvent rétrécie. Si l'animal est irrité, les parties antérieure et postérieure se contractent brusquement. Le tégument, transparent et sans pigmentation, permet d'observer les organes internes. Dans la partie apicale, le cerveau et deux glandes attachées au pharynx, dans presque toute la longueur du corps, l'intestin à spirales lâches et de couleur laiteuse occupent la presque totalité de la cavité interne du Polychète. Dans la partie ventrale, on peut observer deux ou trois rubans d'œufs courant parallèlement à l'axe du corps. Ils

(1) Parmi les *Terebellides* capturés à la drague circulaire, vingt pour cent seulement présentent des couronnes tentaculaires intactes, ce pourcentage monte jusqu'à soixante-quinze pour cent si on utilise la drague à mailles fines. Toutes les captures de *Sphaerodoridium* ont été obtenues avec cette drague, dont le taux réel d'infestation est au moins de $3,5 \frac{100}{75} = 4,7$ pour cent.

occupent les cavités laissées libres parmi les circonvolutions de l'intestin.

Le prostomium porte deux paires de tentacules courts, l'un dorsal et l'autre ventral. Antérieurement, on trouve un processus médian et impair situé juste en avant du petit cerveau blanchâtre. Segment buccal avec une paire de cirres tentaculaires insérés latéralement. La présence d'yeux n'a été constatée ni dans les préparations *in toto* ni dans les coupes histologiques.

J'ai compté un maximum de 26 segments à parapodes, ce nombre semblant être normal chez des animaux atteignant 4 mm de longueur. Les parapodes uniramés sont garnis d'un court cirre ventral et portent un acicule simple à section circulaire. Chaque parapode porte 3, 4 ou 5 soies. Les soies non denticulées et terminées en lame de couteau, sont de forme à peu près constante. Le microscope à contraste de phase ne permet pas de déceler d'articulation dans les soies ; de ce fait, *S. commensalis* s'éloigne des autres membres du groupe qui tous, possèdent des soies composées. Le pygidium, de petite taille, se termine par trois cirres, une médiane et ventrale et deux dorso-latérales. Tous les sétigères portent 4 capsules en forme de massue avec des corps de couleur blanchâtre au centre, en quatre rangées longitudinales. Le segment buccal porte d'ailleurs deux capsules qui correspondent aux capsules internes des autres segments. Les sétigères 2-7 peuvent porter chacun une capsule médiane formant une courte rangée longitudinale si toutes sont présentes ; mais souvent, chez les plus grands individus, cette rangée est incomplète, de sorte qu'une ou deux seulement des capsules sont présentes. Les capsules ne portent pas de filament terminal. Dans la partie antérieure du corps, chaque sétigère est normalement pourvu de papilles disposées en deux rangées longitudinales entre les rangées internes des capsules. Deux faisceaux de muscles longitudinaux courent sur la face interne des capsules et entre celles-ci un faisceau médian longe la ligne dorsale. Plusieurs groupes de muscles circulaires présents dans chaque segment, donnent au tégument une apparence striée.

OBSERVATIONS BIOLOGIQUES DIVERSES

Exception faite de deux individus ramassés au fond des boîtes où étaient placés les *Terebellides*, tous les commensaux ont été récoltés dans la couronne tentaculaire de l'hôte, ce lieu paraissant être leur milieu naturel. Les *Terebellides* infestés portaient leurs commensaux au moins 5 à 6 jours. A l'aide d'aiguilles de verre très fines on pouvait, sans les endommager, extraire les *Sphaerodoridium* sur les tentacules, mais peu de temps après ils avaient repris leur place. Séparés de leur hôte, ils se placent à nouveau sur un ver quelconque, sans montrer de préférence dans le choix.

Dans tous les cas, j'ai constaté la présence d'un seul commensal par ver, mais des expériences de laboratoire permettent de placer jusqu'à 5 à 6 commensaux sur un Polychète. Des conditions anaérobies obligent le commensal à quitter son hôte.

Sphaerodoridium commensalis se meut très lentement parmi les tentacules de son hôte et ne semble pas très solidement attaché à lui. Si on irrite le *Terebellides*, son commensal risque très facilement de se détacher de son support par les mouvements violents de l'hôte excité.

J'ai disposé d'un matériel trop réduit pour pouvoir essayer de découvrir la nature de l'attraction exercée par le Polychète sur son commensal, mais je peux avancer le fait suivant : pour déclencher une réaction positive du *Sphaerodoridium*, un contact avec toute la couronne tentaculaire de l'hôte est nécessaire ; le contact avec un seul tentacule n'est pas suffisant pour obtenir une réponse. Un tampon de coton imbibé du jus extrait de la couronne tentaculaire du Polychète n'exerce pas plus d'attraction sur le *Sphaerodoridium* qu'un autre non traité de la même façon ; peut-être les facteurs chimiques ne jouent-ils aucun rôle dans ce mécanisme qu'il faudrait plutôt attribuer à des réactions de nature mécanique.

La position du *Terebellides* sur son substrat peut être très facilement observée en aquarium. Lindroth (1941) rapporte aussi que le Polychète prend une position formant avec la surface un angle de 45°, sa partie dorsale et le panache branchial tourné vers le haut. Une sécrétion continuelle de mucus agglomère les particules d'argile, donnant de cette façon un tube étroit ouvert aux deux bouts. L'ouverture antérieure du tube communique avec une expansion qui est parfois en relation avec l'extérieur et dans laquelle la couronne tentaculaire peut s'épanouir. Bien que des observations précises fassent défaut sur le mode de nutrition du *Terebellides stroemi*, on peut supposer que les tentacules jouent un rôle important dans ce mécanisme, mais moins important que chez d'autres membres de la famille (Dales, 1955). A juger d'après la position du *Sphaerodoridium*, on peut déduire qu'il se nourrit des particules de détritus qui circulent le long des tentacules de l'hôte. L'association entre *Terebellides* et *Sphaerodoridium* ne peut donc pas être qualifiée de parasitisme. Reimers (1933) signale *S. balticum* comme mangeur de détritus, mais aucun cas de commensalisme n'est rapporté pour cette espèce ni pour d'autres espèces de *Sphaerodoridae*.

Les 37 individus trouvés étaient des femelles et la plupart d'entre elles portaient des œufs mûrs. Les mâles de l'espèce sont jusqu'à présent inconnus et mènent peut-être une existence bien différente de celle des femelles.

NOTES SUR LA SYSTÉMATIQUE DES SPHAERODORIDAE

Cette famille a été érigée en 1868 par Malmgren. Les noms *Ephesia* et *Sphaerodorum* ont été employés le plus souvent mais trois autres : *Bebryce*, *Pollicita* et *Hypephesia* furent d'usage courant. Tous ces noms de genres ont été attribués à une seule espèce.

Ephesia Rathke 1843, *Sphaerodorum* Oersted 1843 et *Bebryce* Johnston 1843 étaient indépendamment proposés pour *Ephesia gracilis*

Rathke en synonymie avec *Sphaerodorum flavum* Oersted et *Bebryce peripatus* Johnston, mais *Ephesia* et *Bebryce* étant déjà employés, de nouveaux noms venaient s'y substituer sans qu'on tienne compte de la synonymie de l'espèce-type des trois genres originaux. C'est ainsi que *Pollicita* Johnston 1845 et *Hypephesia* Perrier 1897 furent introduits. En définitive, *Sphaerodorum* est le seul nom générique correct pour l'espèce érigée en 1843 et en raison de la priorité du nom spécifique de Rathke sur celui de Oersted, le nom de cette espèce doit être *Sphaerodorum gracilis* (Rathke).

Il existe deux formes de Sphaerodorides : la première comprend des Annélides très allongés possédant 100 segments et plus, avec une capsule dans chaque parapode ; l'autre forme comprend des vers au corps court et ramassé et à segments peu nombreux. Si l'on considère ces deux formes comme représentant deux genres distincts (comme c'est l'opinion de la plupart des auteurs et celle soutenue dans le présent travail), *Sphaerodorum* doit être nécessairement le nom correct pour les individus du premier genre et *S. gracilis*, le nom de l'espèce-type de ce genre. Malheureusement, le nom *Sphaerodorum* a été employé souvent pour des individus appartenant au deuxième type de Sphaerodorides. Cette nomenclature regrettable a été introduite par Levinsen en 1883, qui employa le nom *Sphaerodorum* dans un sens tout différent de celui de Oersted et bien que ce nom eût été déjà employé, il conserva le nom *Ephesia* pour des individus de la première forme. Ce point de vue a été soutenu par la plupart des auteurs, parmi lesquels on trouve des autorités comme Fauvel (1923 et 1959) et Reimers (1933). Ce dernier signale néanmoins que cet usage est contraire aux règles de la nomenclature zoologique.

D'un autre côté, Moore (1909) et Hartman (1959) ont proposé de donner au nom *Sphaerodorum* un sens plus large, ce qui permettrait d'inclure tous les membres de la famille.

Ces points de vue ne me semblent pas justes, le premier étant une infraction flagrante aux règles de la nomenclature zoologique et le second inapplicable d'un point de vue taxonomique.

En conclusion, je propose : 1. que le nom *Sphaerodorum* soit seulement employé dans son sens primitif et, 2. que le nouveau nom générique *Sphaerodoridium* soit appliqué aux Sphaerodorides au corps court et ramassé et à segments peu nombreux.

La diagnose des deux genres sera alors la suivante :

Sphaerodorum Oersted 1843.

Corps long, 2 paires d'yeux ou pas d'yeux, pas de pharynx musculieux, chaque sétigère avec deux capsules à filament terminal, soies simples ou composées, 3 paires de pores génitaux.

Espèce-type : *S. gracilis* (Rathke 1843).

Les autres espèces rattachées à ce genre sont : *S. peripatus* (Claparède 1863), *antarctica* (Mc Intosh 1885), *papillifer* Moore 1909 et *brevicapitis* Moore 1909.

Sphaerodoridium n. gen.

Corps court et ramassé, 1 paire d'yeux ou pas d'yeux, un pharynx musculeux, chaque sétigère avec au moins 4 capsules sans filaments, soies simples ou composées, 1 paire de pores génitaux.

Espèce-type : *S. claparedi* (Greef 1866).

Les autres espèces rattachées à ce genre sont : *S. minutum* (Webster et Benedict 1887), *sphaerulifer* (Moore 1909), *philippi* (Fauvel 1911), *parvum* (Ehlers 1913), *spissum* (Benham 1921), *malayana* (Augener 1933), *balticum* (Reimers 1933), *biserialis* (Berkeley et Berkeley 1944) et *commensalis* n. sp.

Bien que les deux exemplaires de *S. spissum* soient en très mauvais état de conservation, cette espèce a été placée provisoirement dans le genre *Sphaerodoridium*. A part cette exception, les autres membres du genre forment un ensemble très homogène ; les espèces y sont séparées par des caractères minimes : nombre et arrangement des capsules, nombre de soies. Toutes les espèces sont de petite taille et le nombre de sétigères ne dépasse jamais 28. L'absence d'yeux dans certaines espèces, ou la transition d'un type de soies à un autre, ne fournit pas de caractères suffisants pour ériger des distinctions générales, surtout si l'on admet que l'écartement du type normal est vraisemblablement la conséquence du mode de vie plutôt qu'une tendance évolutive générale. Des variations de même caractère se retrouvent chez *Sphaerodorum*.

Sphaerodorum pacificum Hartman 1954 ne peut pas être classé parmi ces genres ; cette espèce présente en effet, dans certains cas, des caractères des deux genres, mais possède aussi d'autres caractères qui lui assurent une place aberrante. Des recherches anatomiques seraient nécessaires pour permettre d'établir la position exacte de cette espèce dans la famille.

Summary

A remarkable association, most correctly designated as commensalism, is described between *Terebellides stroemi* and a small polychaete of the family Sphaerodoridae. A description is given of the commensal species which is new to science, together with some scattered observations on the commensal-host relation; the habitat of the commensal seems to be the tentacle crown of the host and it most probable feeds on the food particles strolled along the tentacles.

The taxonomy of the Sphaerodoridae is revised with the conclusion that there exist two distinct genera, one of which for nomenclatural reasons should have its name changed, and it is proposed to employ the name *Sphaerodoridium* for this genus which among others includes the commensal species.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AUGENER, H., 1933. — Polychaeten aus den Zoologischen Museen von Leiden und Amsterdam. *Zool. Meded. Leiden*, 15, pp. 177-260.
 BENHAM, W.B., 1921. — Polychaeta. Austr. Ant. Exp. 1911-1914. *Sci. Repts. Ser. C. Zool.* 6, pt. 3, pp. 1-128.

- BERKELEY, E. et BERKELEY, C., 1944. — Polychaeta from the Western Canadian Arctic. *Canad. J. Res. Ottawa*, 22 D. 1, pp. 1-5.
- CLAPARÈDE, E., 1863. — Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere (Anneliden). *Leipzig*.
- DALES, R.P., 1955. — Feeding and Digestion in Terebellid Polychaetes. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 34, pp. 55-79.
- EHLERS, E., 1913. — Die Polychaetensammlungen der deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Deutsch. Südpolar Exp.* 13, pp. 399-598.
- ELIASON, A., 1916. — Biologisch-faunistische Untersuchungen aus den Öresund, III. Zwei für unsere Fauna neue Polychaeten, *Sphaerodorum philippi* Fauvel, und *Apisthobanchus thulbergi* Theel. *Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd. 2*, 12.
- FAUVEL, P., 1911. — Annélides Polychètes. *Duc d'Orléans Camp. Arctique de 1907. Bruxelles*.
- FAUVEL, P., 1923. — Polychètes Errantes. *Faune de France*. 5. *Paris*.
- FAUVEL, P., 1959. — Annélides etc. *Traité de Zoologie*, 5. *Paris*.
- GREEFF, R., 1866. — Über die Annelidengattung *Sphaerodorum* Oersted und einen neuen Repräsentanten derselben: *Sphaerodorum Claparedii*. *Arch. Naturg.* 32, pp. 338-351.
- HARTMANN, O., 1954. — Marine Annelids from the Northern Marshall Islands. *Geol. Survey, prof. Paper, Wash.* 260-Q, pp. 619-644.
- HARTMAN, O., 1959. — Catalogue of the Polychaetous Annelids of the World, part. I. *Allan Hancock Found. Publ. Occ. Paper*, no. 23.
- LEVINSEN, G., 1883. — Systematisk-Geografisk oversigt over de nordiske Annulata. *Vidensk. Medd. Naturh. Foren. Kjöbenhavn*, 1883, pp. 92-350.
- LINDROTH, A., 1941. — Atmungs Ventilation der Polychaeten. *Zeitschr. vergl. Phys.* 28, pp. 485-532.
- MC INTOSH, W.C., 1885. — Report on the Annelida Polychaeta collected by H.M. Challenger 1873-1876. *Challenger Rep., Zool.* 12.
- MOORE, P., 1909. — The Polychaetous Annelids dredged by the U.S.S. « Albatross » off the coast of southern California in 1904. *Proc. Nat. Sci. Philadelphia*, 61, pp. 321-351.
- OERSTED, A.S., 1843. — Annulatorum Danicorum Conspectus. *Fasc. 1, Maricolae. Hafnia*.
- RATHKE, H., 1843. — Beiträge zur Fauna Norwegens. *Nov. Act. Sc. Acad. Leopold-Car.* Teil I, 12, pp. 1-264.
- REIMERS, H., 1933. — Morphologie der Polychaetengattung *Sphaerodorum*. *Zool. Jahrb., atb. Syst.*, 64, pp. 41-110.
- WEBSTER, H.E. et BENEDICT, J.E., 1887. — The Annelida Chaetopoda of Eastport (Maine). *U.S. Comm. Fish. Fisheries*, part 13, rep. 1885, pp. 707-755.

ÉTUDE DE BIOTOPES A SCROBICULARIA PLANA DA COSTA

par

Michel Guérin

Institut des Hautes Etudes de Tananarive

Résumé

L'auteur a étudié plusieurs biotopes à *Scrobicularia plana* de la région de Roscoff.

Les principaux types de faciès sont décrits et leurs conditions écologiques (granulométrie, caractères chimiques du sédiment, caractères physiques des eaux interstitielles, macrofaune associée) sont définies.

Les Scrobiculaires ne sont pas liées aux sédiments vaseux. Une couche d'eau superficielle persiste pendant la plus grande partie de l'émersion dans ces biotopes. La granulométrie présente des maxima constants pour les différents types de faciès et l'eau interstitielle présente une forte tendance à la dessalure. Les espèces les plus fréquemment associées à *Scrobicularia plana* sont *Nereis diversicolor* et *Corophium volutator*.

Les Scrobiculaires sont à placer entre les espèces des faunes proprement saumâtres et celles des faunes proprement marines.

Les taches à Scrobiculaires de l'Aber constituent un milieu très spécial où la dessalure entraîne des conditions écologiques qui les font grandement différer des faciès à Arénicoles environnants.

INTRODUCTION

L'écologie des faciès meubles de la zone intercotidale fournit au biologiste un vaste domaine de travail.

Les recherches préliminaires à l'étude écologique de quelques animaux fouisseurs m'ont convaincu que de telles études ne se justifiaient qu'au niveau de l'espèce. Un certain nombre d'espèces ainsi étudiées, il est alors possible de tenter une synthèse au niveau du groupe auquel appartiennent ces espèces.

Afin de mener à bien une telle étude, il est nécessaire que l'espèce choisie se rencontre en des biotopes aussi bien délimités que possible et qu'elle y soit représentée par un nombre d'individus élevé.

Il serait souhaitable, d'autre part, que l'étude écologique d'une espèce soit menée dans toute son aire de répartition. Pour des raisons matérielles diverses, l'écologiste se limite en général à une région bien déterminée, mais il reste alors nécessaire de s'adresser aux biotopes les plus variés afin de rechercher le plus grand éventail de conditions écologiques favorables aux individus ou compatibles avec leur survie.

Scrobicularia plana Da Costa (Eulamellibranchia Scrobiculariidae) m'a semblé répondre assez bien à ces exigences.

On rencontre les Scrobiculaires en des secteurs limités des faciès meubles d'estuaires et de quelques grèves. Leur découverte est facile grâce à la trace étoilée caractéristique due au mouvement des siphons, trace qui persiste à la surface du sable à marée basse.

Les nombreux travaux traitant de la biologie des Scrobiculaires (mode de vie, nutrition, etc.) m'ont fourni d'importantes données de base pour cette étude qui a été menée dans les environs immédiats de Roscoff (Aber, île de Batz, estuaires de l'Odern et de la Penzé). Une quarantaine de « stations à Scrobiculaires » ont été étudiées, ainsi que l'environnement de ces stations pendant l'été 1959. La région envisagée étant limitée, les conclusions et hypothèses auront une valeur locale.

L'écologie des Scrobiculaires pose le problème des faunes saumâtres.

Monod (1926) définit comme espèces saumâtres, les espèces qui ne se rencontrent jamais ni dans l'eau douce ni dans la mer en des faciès identiques. Dans la liste — très courte — des espèces saumâtres ainsi définies, Monod cite *Scrobicularia plana* avec un point d'interrogation.

Spooner et Moore (1940) rangent de façon voisine *Scrobicularia plana* dans les espèces d'estuaires avec *Nereis diversicolor* et *Corophium volutator*.

Fischer (1929) retire *Scrobicularia plana* de cette liste. En de nombreux lieux où il a rencontré cette espèce, « il n'existe pas la moindre dessalure (mais il existe le substratum favori de l'espèce, la vase) ». D'après le contexte, on peut préciser que c'est l'eau qui recouvre les biotopes à Scrobiculaires qui n'est pas dessalée ; rien n'est dit sur l'eau interstitielle.

La question des faunes saumâtres intéresse également le géologue car il peut éclairer le problème des fossiles de faciès. Ainsi, Bourcart et Francis-Bœuf (1942), citant *Scrobicularia* parmi les « espèces qui sont spécifiques des vases d'estuaire », indiquent que *Scrobicularia* (et *Mya*) « serviront de fossiles caractéristiques pour diagnostiquer des formations d'origine fluvio-marine », pour le géologue qui étudiera plus tard des formations actuelles.

L'étude des biotopes à Scrobiculaires est donc intéressante à plus d'un titre pour l'écologiste et pour le géologue.

J'apporte ici mes vifs remerciements à Monsieur le Professeur Prenant qui a bien voulu marquer de l'intérêt pour ce travail et à Monsieur le Professeur Teissier qui a bien voulu me recevoir à la Station Biologique de Roscoff.

A. LES FACIÈS A SCROBICULAIRES

De Beauchamp (1914) indique les principaux lieux où se rencontrent les Scrobiculaires. Le fascicule de l'Inventaire de la Faune Marine de Roscoff consacré aux Mollusques fournit également une liste de stations à Scrobiculaires.

Ces animaux se rencontrent en de nombreux endroits : grèves sablo-vaseuses (Aber, port de Batz), estuaires (Odern, rivière de Penzé) mais, en chaque lieu, les Scrobiculaires sont groupées en taches ou zones, en général bien délimitées et séparées par d'importantes surfaces sans Scrobiculaire.

Faciès de grèves sablo-vaseuses

C'est dans l'Aber de Roscoff que ces faciès sont les plus caractéristiques.

Les Scrobiculaires s'y rencontrent en de nombreux points qui semblent sans rapport entre eux au premier abord.

Rullier (1959) dans son important travail sur l'Aber dresse une carte de répartition des Scrobiculaires, mais n'en signale pas dans la partie située au nord du ruisseau bien que de nombreux individus puissent être rencontrés dans cette zone et particulièrement à proximité de la digue du polder.

On peut distinguer deux séries de faciès suivant les niveaux auxquels on rencontre les Scrobiculaires.

1. Faciès de l'horizon des sources.

Il est fréquent de rencontrer des Scrobiculaires aux points où l'eau, suintant régulièrement à marée basse, maintient la surface du sable mouillée pendant la totalité ou la plus grande partie de l'émersion.

L'expression « horizon des sources », bien que classique, ne devrait être utilisée que lorsqu'il s'agit d'exsudation d'eau douce. Dans l'Aber, l'eau qui sourd à ce niveau est un mélange en proportions variables d'eau douce et d'eau de mer (suivant les lieux, les conditions de marée et atmosphériques). J'emploie donc l'expression « horizon des sources » pour sa commodité, elle implique une dessalure fréquente, mais pas forcément importante, des exsudations de ce niveau.

Le niveau de ces zones est de 7,0 m à 7,2 m environ et se trouve donc juste au-dessous de la sortie d'eau de l'horizon des sources. Les Scrobiculaires occupent une bande discontinue à ce niveau.

C'est dans un faciès semblable que se rencontrent les Scrobiculaires de Batz.

2. Faciès de taches.

On rencontre dans l'Aber des taches de quelques mètres de diamètre, taches visibles de loin grâce à l'aspect particulièrement brillant qu'y présente le sédiment.

Rullier, qui signale l'existence de ces taches, remarque le premier qu'elles sont caractérisées par des résurgences d'eau douce. Durant l'été 1959, Amoureux a étudié l'évolution de la chlorinité et de la teneur en oxygène dans ces taches au cours de la marée basse et indique les éléments de la faune qu'on y rencontre.

Les niveaux de ces taches sont variés en rapport probable avec les irrégularités de la couche d'argile bleue qui tapisse l'Aber sous le sédiment, mais ces niveaux restent toujours élevés.

Près de la digue du polder de l'Aber, ces taches occupent un niveau de 6,8 m. Vers le milieu du fond de l'Aber, au niveau du lieudit Kerjoie, deux séries de taches se rencontrent entre le rivage et le ruisseau ; la première série occupe un niveau de 6,8 m environ, la deuxième un niveau de 6,3 m.

Dans ce type de faciès encore, les Scrobiculaires occupent toujours un niveau élevé qui ne descend pas au-dessous de 6,0 m.

Faciès d'estuaire

Les Scrobiculaires se rencontrent en abondance dans les estuaires de la Penzé et surtout de l'Odern.

L'Odern, petit ruisseau à l'Ouest de Santec, débouche dans la mer par un estuaire sableux très développé.

Cet estuaire d'un à deux kilomètres de long montre un schorre creusé de cuvettes et une slikke sableuse dans laquelle se rencontrent les Scrobiculaires.

Vers l'aval, le schorre devient plus étroit alors que la slikke devient plus importante et bientôt, le schorre s'interrompant, l'estuaire s'élargit et se confond avec la grève sableuse.

Les Scrobiculaires se rencontrent tout au long de la slikke, mais la densité en individus est fort variable. Les points à forte concentration sont ceux où le sable reste longtemps mouillé en surface à marée basse ou en morte eau, grâce aux ruisselets de décharge des cuvettes du schorre.

Il est impossible de mesurer un niveau dans un estuaire pour plusieurs raisons (et en particulier à cause du retard à la marée), mais on peut dire qu'en ce qui concerne les durées relatives d'émersion et d'immersion, la slikke de l'estuaire de l'Odern occupe une situation comparable aux faciès sableux des grèves situées au-dessus du niveau de 6,0 m.

En amont, les Scrobiculaires disparaissent en même temps que la slikke et il est permis de penser que l'on pourrait les rencontrer beaucoup plus loin si le substrat favorable s'y rencontrait.

Conclusion

Si la répartition des Scrobiculaires paraît variée à première vue, l'étude montre que ces animaux se rencontrent toujours en des niveaux élevés où l'émersion est longue, mais en des stations où la surface du sable reste humide pendant la plus grande partie de la marée basse.

Deux des faciès décrits (faciès de l'horizon des sources et faciès d'estuaire) paraissent assez généraux. Le faciès de taches, très spécial, semble au contraire lié à une particularité structurale de l'Aber.

B. LES CONDITIONS PHYSICO-CHIMIQUES DES BIOTOPES A SCROBICULAIRES

Les Scrobiculaires se rencontrent exclusivement dans les faciès meubles, mais la répartition des individus en zones étroites et souvent bien délimitées demande explication.

J'ai cherché à étudier les conditions physico-chimiques ainsi que leurs variations dans les biotopes à Scrobiculaires et dans leur environnement immédiat.

Les méthodes de mesure ont été choisies simples et rapides afin de pouvoir multiplier les résultats. Je n'ai pas cherché à atteindre une grande précision — par ailleurs souvent illusoire — en raison des causes d'erreurs inhérentes au mode de collection des échantillons de sédiments et des eaux associées.

Teneur en eau des sédiments

Un poids déterminé de sédiment fraîchement récolté est soumis à une dessiccation au four à 110° pendant 24 heures. La perte de poids à la dessiccation fournit la teneur en eau par un calcul simple.

Il est nécessaire de procéder à une correction de salinité. Lors de la dessiccation, en effet, les sels de l'eau interstitielle cristallisent et restent avec le sédiment sec. La salinité de l'eau interstitielle étant mesurée dans chaque cas, il est facile d'apporter une correction à cette erreur systématique et d'ailleurs importante.

Toutes les valeurs de teneur en eau données ci-dessous sont les teneurs en % du poids de sédiment frais, correction faite. Le sédiment frais est recueilli 2 à 3 heures après le retrait de la mer. J'ai montré ailleurs que la teneur en eau pouvait s'abaisser rapidement dans les deux premières heures suivant l'émersion, mais qu'elle décroissait peu ensuite.

La description des faciès à Scrobiculaires a montré que les sédiments abritant ces animaux sont, le plus souvent, recouverts d'une mince lame d'eau durant la marée basse.

La teneur en eau des sédiments des faciès à Scrobiculaires de l'horizon des sources de l'Aber varie entre 15 et 25 %. Sous l'effet de nombreux facteurs (marée, conditions atmosphériques, grain du sédiment, etc.), cette teneur est toujours nettement plus élevée que celle des sédiments des niveaux immédiatement supérieurs à l'horizon des sources.

En ce qui concerne les faciès de taches, la teneur en eau des taches est nettement plus élevée qu'au voisinage (lorsque la zone considérée se présente par ailleurs de façon homogène).

Cette différence apparaît fort bien sur la figure 1 ; la courbe a été dressée à partir de mesures effectuées suivant une ligne traversant plusieurs taches voisines du fond de l'Aber le 28 juillet 1959.

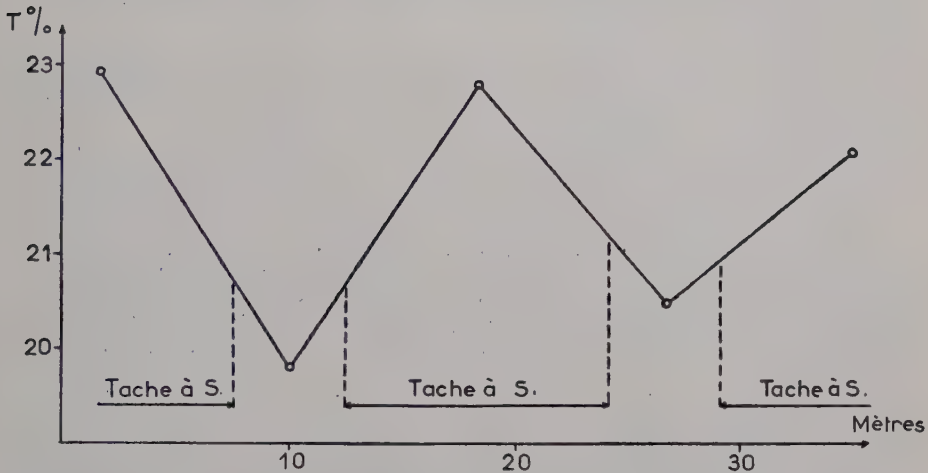


FIG. 1. — Teneur en eau des sédiments dans et entre les taches à Scrobiculaires (Aber).

La teneur en eau des sédiments à Scrobiculaires de l'estuaire de l'Odern est toujours très élevée et se tient entre 28 et 33 %. Une structure particulière du sédiment doit créer un volume de vides important ; par ailleurs le schorre libère lentement, à marée basse, l'importante masse d'eau accumulée à marée haute. Le rôle de volant joué par le schorre explique la localisation des Scrobiculaires dans la seule partie sableuse de l'estuaire dominée par le schorre.

Les sédiments à Scrobiculaires se caractérisent donc par leur haute teneur en eau interstitielle, teneur par ailleurs variable avec la granulométrie du sédiment. Cette teneur élevée est en rapport direct avec le film d'eau qui recouvre constamment les biotopes à Scrobiculaires. Le maintien de la lame d'eau superficielle à marée basse sous l'effet de divers mécanismes, est l'un des facteurs qui expliquent la localisation des Scrobiculaires.

Caractères physico-chimiques des eaux associées

L'eau de gravitation des sédiments est recueillie à marée basse dans un trou creusé à la bêche. Sur chacun des échantillons d'eau recueillie ont été mesurés pH, teneur en oxygène dissous et chlorinité.

I. pH.

Le pH a été mesuré à l'aide de colorants (rouge neutre, phénolphthaleïne, bleu de thymol, rouge de crésol) dont les couleurs franches de part et d'autre de la zone de virage donnent des indications précises. L'opération est facile sur le terrain.

Le pH de l'eau interstitielle est nettement plus faible que celui de l'eau qui recouvre le biotope à marée haute (abaissement en rapport avec l'activité des microorganismes). Le pH de l'eau de mer de surface est de 8,0-8,1, les pH mesurés se sont échelonnés entre 7,8 et 6,8, les pH les plus bas étant trouvés dans l'estuaire de l'Odern.

II. Teneur en oxygène dissous.

La méthode de Nicloux a été retenue pour sa commodité. Le volume d'eau à analyser étant parfois faible, les tubes de Nicloux ont été choisis d'un volume de 15 cm³ environ.

Les eaux interstitielles des faciès à Scrobiculaires de l'horizon des sources montrent une teneur en oxygène dissous variable mais souvent assez faible : 1,5 mg par litre par exemple à quelques mètres de la digue du fond de l'Aber, en un point où le sédiment est noirâtre.

On sait que, dans l'Aber, le sédiment présente une couche claire, oxygénée, superficielle, de 1 à 2 cm d'épaisseur passant très vite au-dessous à une zone noirâtre où les phénomènes réducteurs sont importants.

Dans les taches, au contraire, une section à la bêche montre, au maximum de complexité, de la surface à la profondeur : une couche de 2 à 3 mm de sable clair oxygéné, une couche de quelques millimètres de sable noirâtre donc peu oxygéné, puis sur plusieurs centimètres, le sable est jaune clair, très oxygéné. La couche noirâtre au voisinage de la surface peut ne pas exister, le sable apparaissant alors jaune de la surface à la profondeur.

Il est clair que, dans les taches, se surajoute un phénomène d'oxygénation en profondeur. Cette oxygénation est le fait de l'apport d'eau douce dont j'ai parlé plus haut.

Entre la tache à Scrobiculaires et son environnement, la transition est brusque. Sur quelques mètres, la stratification verticale du sable change totalement.

La teneur de l'eau interstitielle en oxygène dissous est, hors des taches, toujours inférieure à 2 mg/l et même parfois nulle. Dans les taches, au contraire, la teneur en oxygène, jamais inférieure à 3 mg/l, atteint fréquemment 7 à 10 mg/l et quelquefois 20 mg/l (valeur très supérieure à la saturation).

Dans l'estuaire de l'Odern, la teneur en oxygène dissous dans les biotopes à Scrobiculaires n'est jamais nulle (le sable prend rarement, même en profondeur, une teinte noirâtre). Cette teneur varie de 1 à 3 mg/l (la teneur de l'eau de la rivière à marée basse est de 7 à 8 mg/l).

En un même point, la teneur est nettement plus élevée en vive eau qu'en morte eau. Par ailleurs, l'oxygénation est plus forte en aval (2,5 mg/l en moyenne) qu'en amont (1 mg/l en moyenne). Les fermentations des débris du schorre justifient en grande partie ces deux données.

III. Chlorinité.

J'ai utilisé pour sa mesure la méthode de Knudsen, le titre du nitrate d'argent étant vérifié par référence à l'« eau normale » de Copenhague. Les résultats sont donnés en chlorinité dont la notion est d'usage courant en Océanographie.

Dans le faciès de l'horizon des sources, la chlorinité est de 17 à 20 ‰ (la chlorinité de l'eau de mer superficielle est de 19 à 19,5 ‰). L'eau interstitielle peut donc y être légèrement dessalée (à l'horizon des sources

suinte toujours un peu d'eau saumâtre). L'été 1959 a été particulièrement beau et sec ; mais il est certain que dans des conditions climatiques moins exceptionnelles, la dessalure peut être importante. L'eau interstitielle de ces faciès peut donc devenir facilement saumâtre. Par ailleurs, par évaporation, cette eau peut aussi se sursaler légèrement à marée basse.

Alors que l'eau des sables environnant les taches se sursale légèrement par évaporation à marée basse, l'eau interstitielle des faciès de taches se dessale très vite au contraire : en un cas extrême, la chlorinité s'est abaissée à 0,4 ‰.

Cette dessalure importante constitue le caractère essentiel de ce milieu particulier. Il est hors de doute que, pour des raisons géologiques, la nappe phréatique continentale fournit des résurgences en ces points particuliers.

On se souvient que Fischer (1929) retire *Scrobicularia* de la liste des espèces saumâtres car, en plusieurs points où il a rencontré cette espèce, l'eau qui recouvre les biotopes à Scrobiculaires n'est pas dessalée. Dans le

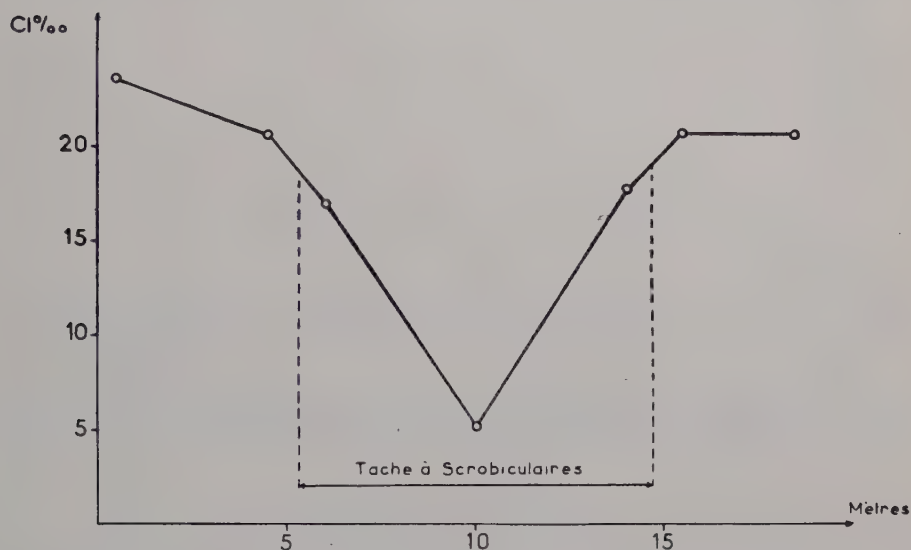


FIG. 2. — Chlorinité dans une tache et son environnement immédiat (Aber).

cas des taches, il en est de même et l'argument de Fischer apparaît donc insuffisant.

Ainsi que le montre le graphique de la figure 2, la dessalure maxima au centre de la tache, diminue rapidement vers la périphérie et passe régulièrement à celle du milieu environnant. Nous avons vu que dans les taches la teneur en eau est plus élevée qu'à l'extérieur. Cette teneur élevée traduit un apport d'eau aux taches. La baisse de chlorinité indique que cette eau est douce ou pour le moins très dessalée.

Dans les biotopes à Scrobiculaires de l'estuaire de l'Odern, la chlorinité des eaux interstitielles, relativement faible (12 ‰ en moyenne), s'élève régulièrement d'amont en aval : de 6 à 9 ‰ là où commence la slikke, elle passe à 15 à 17 ‰ là où le schorre disparaît.

Le graphique de la figure 3, établi le 4 août 1959 en une station très riche en Scrobiculaires, montre que la chlorinité de l'eau interstitielle de la slikke décroît régulièrement du schorre au bord du chenal.

Parmi les faciès à Scrobiculaires rencontrés, certains sont constamment dessalés (faciès de taches, faciès d'estuaire), les autres (faciès de

l'horizon des sources) sont ou non saumâtres suivant les conditions climatiques du moment. Les Scrobiculaires ont une grande euryhalinité puisqu'on les rencontre depuis des milieux légèrement sursalés jusqu'à des milieux à salinité très faible.

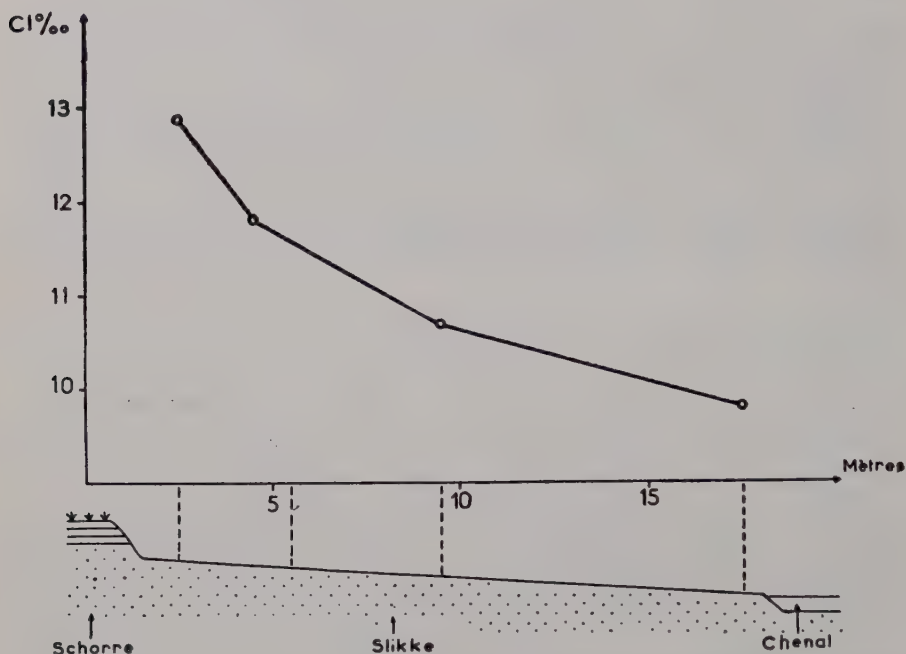


FIG. 3. — Chlorinité dans la slikke du pied du schorre au bord du chenal (estuaire de l'Odern).

Caractères des sédiments

La structure physique d'un sédiment, sa composition chimique, sont des éléments importants dans la biologie d'une espèce fouisseuse.

I. Granulométrie.

L'importance de la granulométrie, facteur écologique fondamental, a été bien mise en évidence par Prenant. J'ai utilisé ses méthodes pour l'étude mécanique des sédiments et l'expression des résultats.

Le sédiment est tamisé sur une série de tamis dont les dimensions de mailles suivent une échelle logarithmique (série AFNOR). La fraction fine ($< 50 \mu$) est étudiée par tamisage au mouillé. Les résultats sont traduits en pourcentages pondéraux par tamis.

Une classification sommaire en phases granulométriques permet de comparer simplement les sédiments entre eux :

- Graviers : $> 2 \text{ mm}$
- Sables grossiers : entre 2 mm et 200μ
- Sables fins : entre 200μ et 50μ
- « Vase » : $< 50 \mu$

Par ailleurs, les courbes granulométriques suivantes ont été construites :

— La courbe cumulative classique : les logarithmes des dimensions de mailles sont portés en abscisses, la valeur arithmétique correspondante des

pourcentages cumulés en ordonnées. Les pourcentages sont cumulés à partir des tamis les plus fins.

— La courbe des pourcentages par différences de mailles. Les abscisses sont les mêmes que dans la courbe précédente, en ordonnées est porté pour chaque tamis le rapport (multiplié par 100) entre le pourcentage par tamis et la différence de mailles entre le tamis immédiatement supérieur et le tamis considéré.

Sédiments des faciès de l'horizon des sources.

Ces sédiments sont fort variés. La figure 4 donne les courbes des pourcentages par différences de mailles d'un sédiment grossier (courbe α) et d'un sédiment moyennement fin (courbe β).

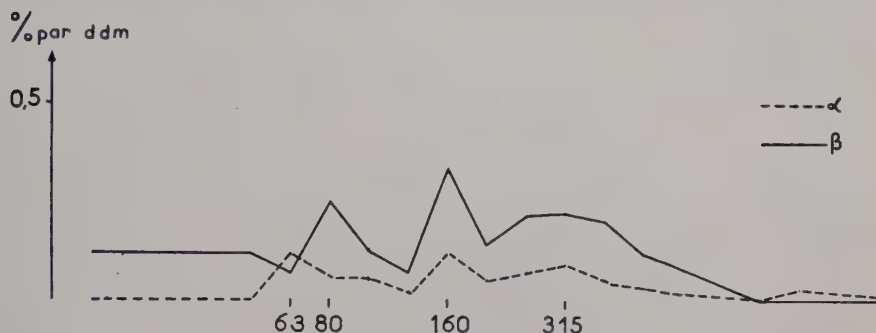


FIG. 4. — Graphiques granulométriques (pourcentages par différences de mailles) de deux sédiments à Scrobiculaires (faciès de l'horizon des sources de l'Aber).

Si les deux courbes sont, en gros, voisines, la partie fine du sable α forme seulement 10 % (0 % de vase et 10 % de sables fins) contre 32 % pour le sable β (6 % de vase et 26 % de sable fin).

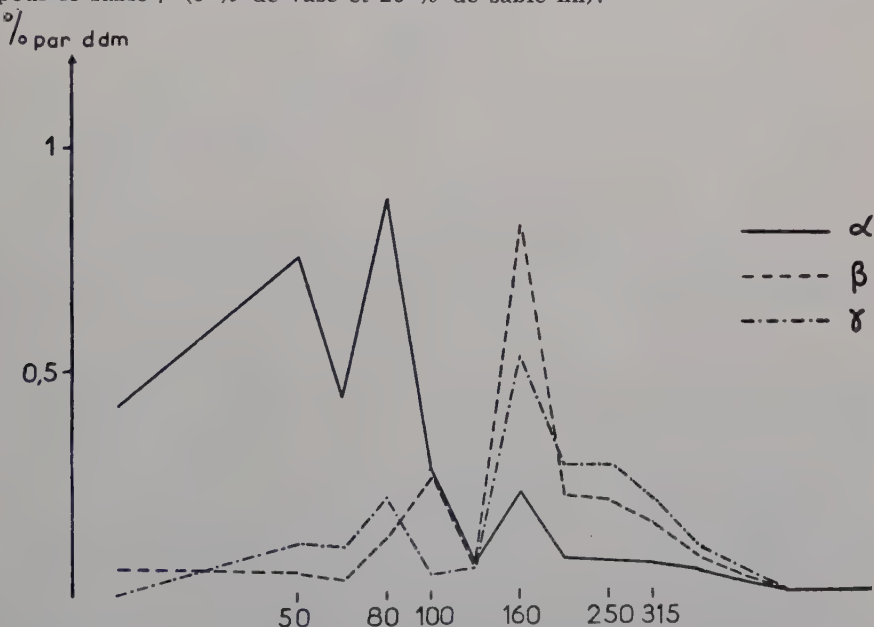


FIG. 5. — Graphiques granulométriques (pourcentages par différences de mailles) de sédiments d'une tache à Scrobiculaires (Aber).

C'est dans cette zone, à quelques dizaines de mètres des sables précédents, qu'affleure l'argile bleue. Ce substrat n'a pas pu être analysé par tamisage. Les *Scrobiculaires* sont, en ce point, les seuls éléments de la macrofaune.

Sédiments des faciès de taches.

Les sédiments de taches aussi différentes que possible par leur aspect et leur position géographique ont été comparés. La figure 5 comporte les courbes des pourcentages par différences de mailles de sédiments de trois de ces taches (α , β , γ) en des points à densité en *Scrobiculaires* élevée.

Si ces courbes présentent des maxima communs (250-315 μ , 160 μ , 80-100 μ et 50 μ), il apparaît que la proportion de vase est très variable :

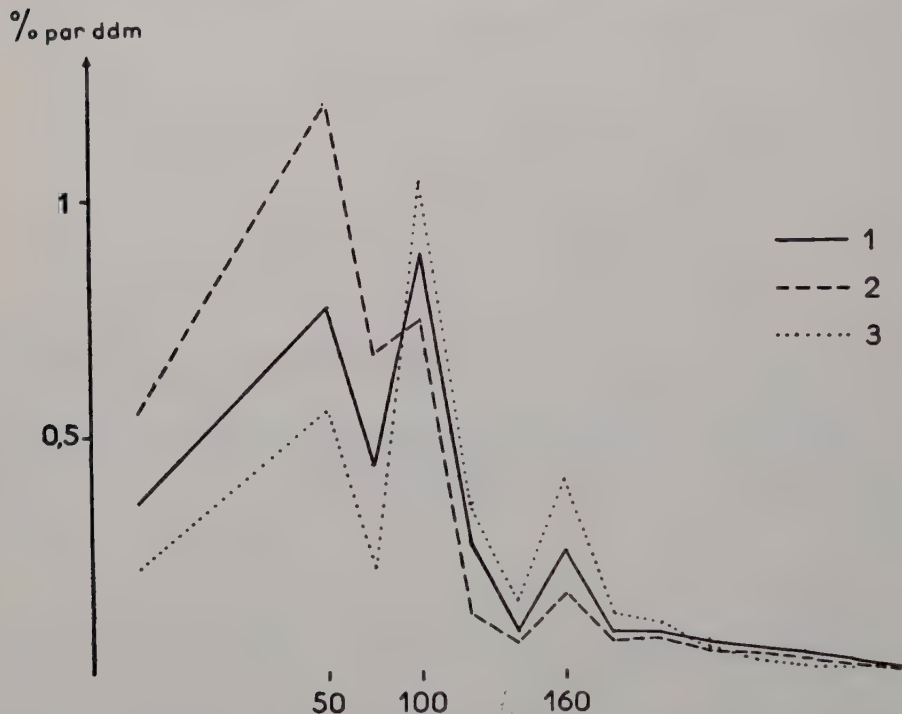


FIG. 6. — Graphiques granulométriques (pourcentages par différences de mailles) de sédiments d'une tache à *Scrobiculaires* (1 et 2) et d'un sédiment voisin (3).

20,8 % pour α , 3,3 % pour γ , 0,6 % pour β . Ceci montre clairement que biotope à *Scrobiculaires* n'est pas synonyme de teneur en vase élevée.

La comparaison des sédiments des taches et des sédiments à *Arénicoles* immédiatement voisins est intéressante.

La figure 6 juxtapose 3 courbes granulométriques par différences de mailles. Les sédiments 1 et 2 ont été prélevés dans une même tache et étaient distants de 20 mètres environ. Le sédiment 3 a été prélevé hors de la tache à 2 mètres environ de celle-ci.

La figure 7 juxtapose 4 courbes granulométriques en pourcentages cumulés. Les sédiments 1 et 2 ont été prélevés dans deux taches voisines. Les sédiments 3 et 4 ont été prélevés dans le faciès à *Arénicoles*, pour 3 à égale distance de 1 et de 2, pour 4 à quelques mètres au-delà de 2.

Il est clair, d'après ces figures, que les sédiments des taches sont à tendance plus fine que ceux de l'environnement immédiat. Il y a là un fait curieux.

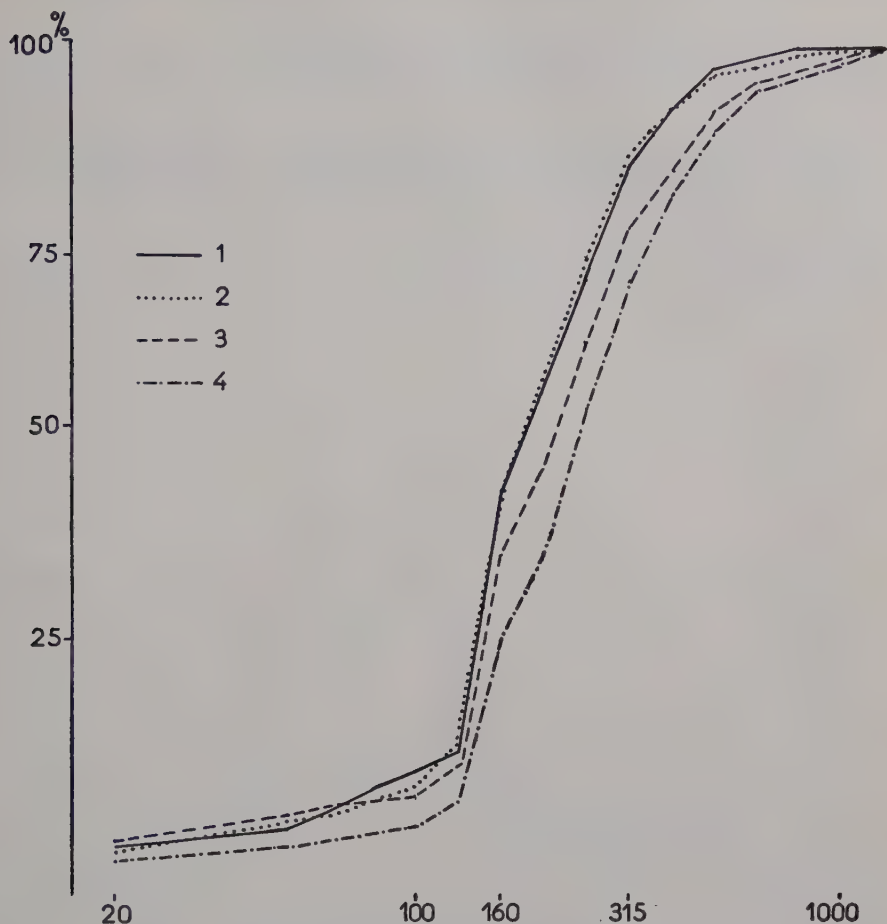


FIG. 7. — Graphiques granulométriques (pourcentages cumulés) de sédiments de deux taches à Scrobiculaires (1 et 2) et de sédiments voisins (3 et 4).

Sédiments des faciès de l'estuaire de l'Odern.

La structure granulométrique de la slikke est assez bien définie et constante d'amont en aval.

Les graphiques des pourcentages par différences de mailles de la figure 8 montrent deux maxima séparés par une classe creuse plus ou moins importante :

- un maximum en clocher pour 160 μ (descendant parfois à 120 μ) ;
- un maximum également important dans la zone 80-100 μ .

La teneur en vase, assez faible, oscille entre 2,5 et 5 %. En un point, d'ailleurs particulièrement riche en Scrobiculaires, elle atteint 8 %.

Les 4 courbes de la figure 8 correspondent à 4 sédiments prélevés le long d'une perpendiculaire au schorre et au chenal. Le sédiment 1 est prélevé au pied du schorre, le sédiment 4 au bord du chenal. Lorsque l'on s'éloigne du schorre, le tri devient moins bon sur 80-100 μ , tandis qu'il

s'améliore sur 160-125 μ . Ce fait peut être dû à des mélanges en proportions diverses de sables de la dune de Santec (qui surplombe le schorre) et de sables en provenance de la partie plus proprement marine de l'estuaire.

L'étude précédente montre que si les sédiments à Scrobiculaires sont variés, ils possèdent en commun deux maxima nets, l'un aux environs de 160 μ , l'autre vers 80-100 μ . S'y ajoute fréquemment un autre maximum vers 250-315 μ .

La teneur en vase, très variable (de 0 à 30 %, mais en général très inférieure à 10 %), montre combien est erronée l'idée suivant laquelle vases et vases sableuses sont les seuls milieux susceptibles de constituer des biotopes à Scrobiculaires.

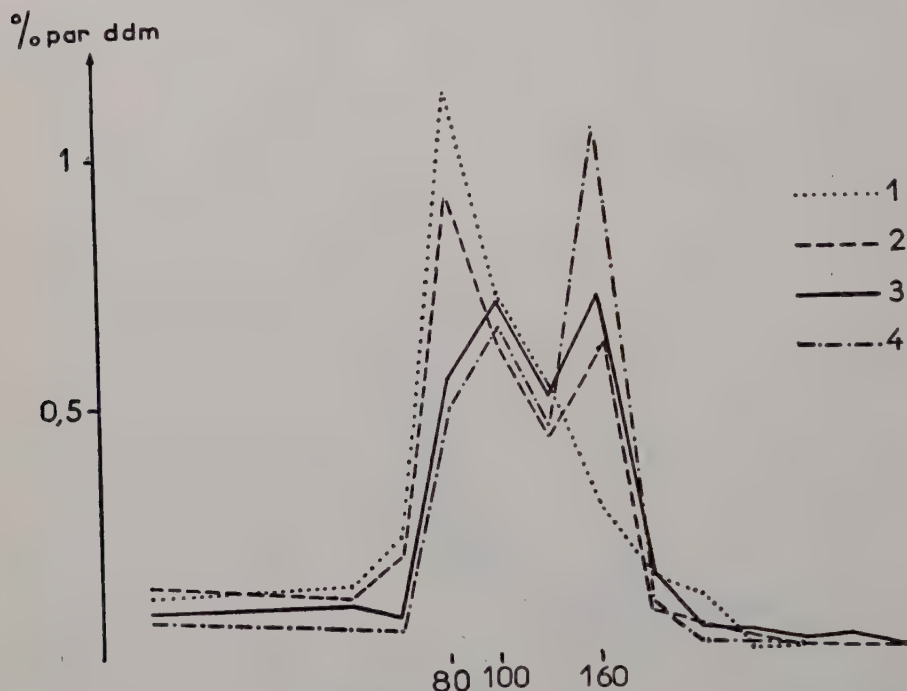


FIG. 8. — Graphiques granulométriques (pourcentages par différences de mailles) de quatre sédiments de la slikke de l'estuaire de l'Odern prélevés le long d'une perpendiculaire au schorre et au chenal.

II. Teneur en carbonate de calcium et en matière organique.

La teneur en carbonate de calcium peut être évaluée par de simples pesées avant et après dissolution du calcaire à l'aide d'acide chlorhydrique dilué.

Cette teneur, très variable, ne dépasse pas 1,3 % dans les faciès à Scrobiculaires de l'Aber. Elle est par contre de 50 à 70 % dans la slikke de l'Odern.

Les procédés d'usage courant en analyse de sols ont été retenus pour mesurer la teneur en matière organique du sédiment (matière organique totale, azote organique, carbone organique et humus).

Seule la mesure du carbone organique (méthode Anne) fournit des résultats cohérents mais les nombreuses mesures effectuées ont montré qu'il

n'était pas possible de trouver un coefficient de proportionnalité entre carbone ou azote organique et matière organique totale (rapports qui sont utilisés en pédologie).

Le rapport $\frac{\text{carbone organique (méthode Anne)}}{\text{azote organique (méthode de Kjeldhal)}}$ a aussi fourni quelques résultats intéressants.

La teneur en carbone organique, très variable, est de l'ordre de quelques grammes %.

— Dans les faciès à Scrobiculaires de l'horizon des sources de l'Aber, cette teneur varie de 1 à 3 % suivant les points.

— La teneur en carbone organique, très variable, est de l'ordre de 2,5 % dans les taches à Scrobiculaires, mais la teneur dans les taches est toujours supérieure de 5 à 30 % de sa valeur dans les faciès à Arénicoles immédiatement voisins. Le graphique de la figure 9, dressé pour des taches

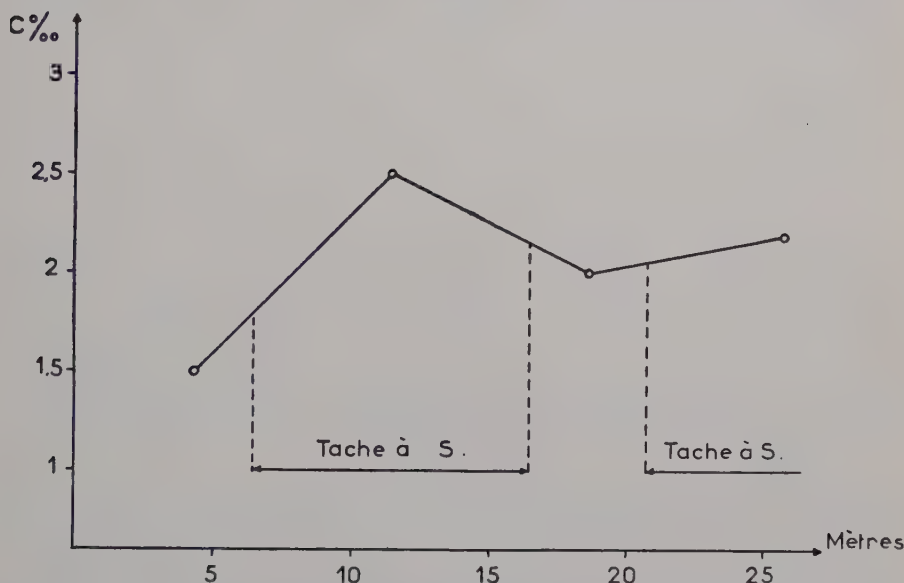


FIG. 9. — Teneur en carbone organique des sédiments dans et entre les taches à Scrobiculaires (Aber).

du fond de l'Aber situées en gros sur la même courbe de niveau (mesures du 28 juillet 1959) en fournit un exemple.

— Dans le segment sableux de l'estuaire de l'Odern où l'on rencontre les Scrobiculaires, la teneur en carbone organique, assez élevée, se tient souvent entre 5 et 8 %, atteignant même 20 % au pied du schorre d'où l'eau de ruissellement entraîne à marée basse des masses importantes de produits de décomposition de matières végétales. Il s'établit ainsi un gradient de carbone organique dans la slikke entre le chenal et le schorre. Le graphique de la figure 10 a été dressé le 4 août 1959 le long d'une perpendiculaire au schorre et au chenal, tout au long de laquelle on trouve de nombreux individus de Scrobiculaires. Le gradient y apparaît nettement.

La teneur en carbone organique décroît assez régulièrement d'amont en aval tout au long de la slikke. A 3 mètres du chenal, cette teneur est de 7 à 9 % en moyenne, en amont ; elle tombe à 2,5 % environ à la disparition du schorre, en aval.

La densité en Scrobiculaires n'est pas fonction directe de la teneur en carbone organique. Tel point dont la teneur est de 19,2 % ne montre

que de rares traces de *Scrobiculaires*, alors qu'en des points dont la teneur est de 2,5 à 3 ‰, les traces de *Scrobiculaires* sont très abondantes.

La teneur en azote étant faible et l'erreur absolue élevée, le rapport $\frac{C}{N}$ n'a pas grand sens pour un seul échantillon, mais la moyenne des rapports établis par un nombre d'échantillons suffisamment élevé présente un intérêt certain.

Les moyennes obtenues sont de 10,4 ‰ pour les biotopes à *Scrobiculaires* de l'Aber, contre 21,7 ‰ pour ceux de l'estuaire de l'Oder, soit à peu près le double. Ceci s'explique fort bien si l'on considère l'importance de la matière organique d'origine végétale fournie à la slikke par les débris du schorre.

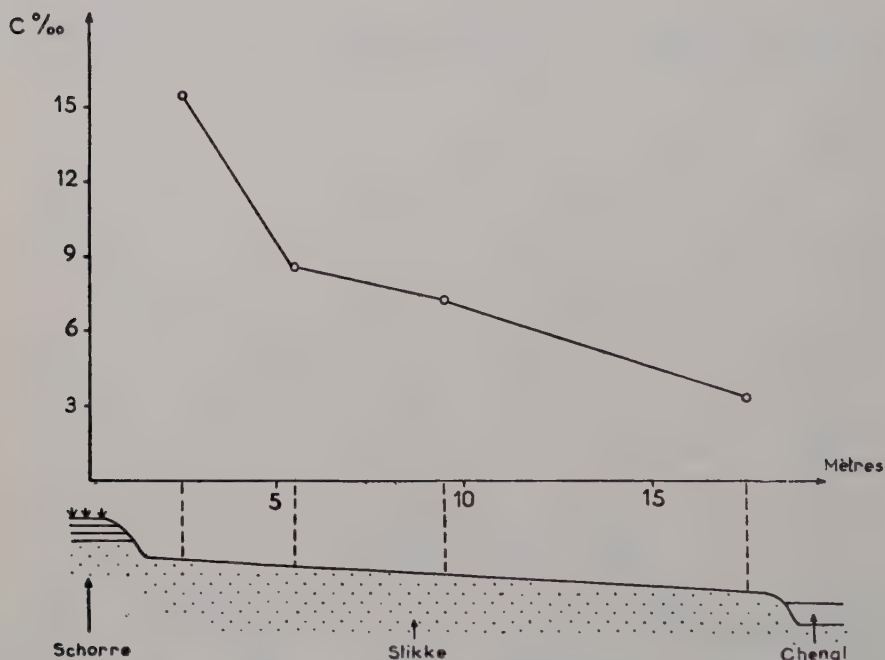


FIG. 10. — Teneur en matière organique de la slikke du pied du schorre au bord du chenal (estuaire de l'Oder).

L'étude précédente montre donc que les sédiments à *Scrobiculaires* ne peuvent pas plus être définis par une teneur élevée en matière organique que par une teneur élevée en vase.

C. LA MACROFAUNE ASSOCIÉE AUX SCROBICULAIRES

La faune des biotopes à *Scrobiculaires* a été étudiée tout d'abord sur matériel frais. L'étude des petits animaux de la macrofaune a été reprise sur matériel fixé (sable dans de l'eau formolée).

Il faut envisager cette faune dans chacun des faciès définis plus haut.

I. Faciès de l'horizon des sources de l'Aber.

La plus grande partie des individus rencontrés dans ces faciès se répartit entre quelques espèces seulement.

En tous les points se rencontrent, associés aux Scrobiculaires, de nombreux individus d'*Hydrobia ulvae* Penn.

En quelques rares stations, s'y ajoutent de rares *Arenicola marina* L.

En d'autres endroits, se rencontrent des *Nereis diversicolor* Müller, quelquefois nombreuses.

Dans ces faciès, la faune associée est donc très réduite, l'argile affleurant souvent en cette zone.

II. Faciès des taches de l'Aber.

La faune des taches est tout à fait différente de celle qui peuple l'environnement.

Les *Arenicola marina* L. sont un élément essentiel de la population des sables de l'Aber et elles sont abondantes autour des taches à Scrobiculaires, mais elles ne pénètrent presque jamais dans les taches et c'est un caractère morphologique essentiel que ces surfaces lisses, alors que tout autour le sable est hérissé de tortillons d'Arénicoles.

On rencontre dans les taches et surtout en bordure quelques rares individus de *Cardium edule* L. et de *Scoloplos armiger* Müller.

Mais, les animaux le plus régulièrement associés aux Scrobiculaires dans les taches sont les *Nereis diversicolor* Müller et les *Corophium volutator* Pall (ces deux espèces sont bien connues pour leur résistance à la dessalure). S'y ajoutent aussi quelques échantillons d'*Abra tenuis* Montagu et de *Cyathura carinata* Kröyer.

Les trois espèces essentielles des taches à Scrobiculaires sont donc *Scrobicularia plana*, *Nereis diversicolor* et *Corophium volutator* mais leurs densités ne varient pas de façon parallèle. Voici quelques exemples précis.

Une tache au voisinage de la digue du polder de l'Aber a montré, outre les Scrobiculaires, des *Nereis diversicolor* et des *Corophium volutator* en quantité comparable.

Une tache au voisinage du ruisseau de l'Aber au niveau de Kerjoie a montré des Scrobiculaires groupées au centre de la tache, de très nombreuses *Nereis diversicolor* débordant largement la surface où les Scrobiculaires sont denses, mais seulement quelques rares individus de *Corophium volutator*.

Dans la vase du polder de l'Aber, les *Nereis diversicolor* sont particulièrement abondantes, les *Corophium volutator* nombreux, mais je n'ai pu récolter aucun individu de *Scrobicularia plana* (bien que de Beauchamp en ait signalés).

Donc, s'il est possible d'établir une liste des espèces principales généralement associées aux Scrobiculaires dans les faciès de taches, il n'apparaît pas possible d'établir une loi générale quant aux densités relatives en individus de chacune de ces espèces.

III. Faciès de l'estuaire de l'Odern.

Nereis diversicolor est très abondamment représenté avec les Scrobiculaires. On trouve aussi partout *Corophium volutator* en densité variable, cette densité étant d'ailleurs maxima en des points où les Scrobiculaires sont absentes.

S'y ajoutent aussi des *Carcinus maenas* Penn., nombreux à ce niveau de l'estuaire. Les *Arenicola marina* L. sont par contre totalement absentes, elles apparaissent quelques centaines de mètres en aval dans la partie plus marine de l'estuaire alors que *Scrobicularia plana* et *Nereis diversicolor* ont totalement disparu.

Conclusion

Dans les faciès à Scrobiculaires, on trouve donc un nombre d'espèces limité, ces espèces étant souvent représentées par un nombre d'individus élevé.

Les deux espèces les plus fréquemment rencontrées associées aux *Scrobicularia plana* Da Costa sont *Nereis diversicolor* Müller et *Corophium volutator* Pall. ; toutes deux connues pour leur grande euryhalinité et leur fréquence dans les faciès saumâtres.

La répartition de ces trois espèces n'est pas parallèle et ceci traduit des aptitudes écologiques un peu différentes vis-à-vis des modes dessalés.

Une troisième espèce de milieu saumâtre : *Hydrobia ulvae* Penn. se trouve assez fréquemment associée aux Scrobiculaires, mais beaucoup moins constamment que les deux espèces précédentes.

On ne peut donc pas donner le nom d'association à la juxtaposition fréquente des espèces citées ci-dessus. Cette juxtaposition semble uniquement déterminée par des conditions de milieu particulièrement exigeantes : dessalure et variations importantes de la salinité.

Enfin, on ne rencontre pas d'*Arenicola marina* L. dans les biotopes à Scrobiculaires, cette règle pouvant souffrir quelques rares exceptions.

D. UN ASPECT DE LA BIOLOGIE DES SCROBICULAIRES : LES POSSIBILITÉS D'ENFOUISSEMENT

La biologie des Scrobiculaires est bien connue dans son ensemble. Il me paraît cependant intéressant de relater le résultat de quelques expériences sur l'enfouissement de ces animaux.

En effet, les Scrobiculaires extraites du substrat et placées à sa surface tentent de reprendre leur position normale dans le sédiment.

I. Expériences au laboratoire.

Des Scrobiculaires sont placées à la surface de divers sédiments prélevés en des lieux où se rencontrent en abondance ces animaux.

Sans entrer dans le fastidieux détail des expériences ainsi poursuivies, les résultats obtenus ont été les suivants :

— Les Scrobiculaires s'enfouissent lentement et d'autant plus lentement qu'elles sont plus grosses. Des études parallèles ont été menées avec des *Cardium edule* : alors que ceux-ci s'enfoncent en quelques instants, les Scrobiculaires mettent des heures à disparaître plus ou moins complètement de la surface du sédiment.

— Les sédiments les plus favorables à l'enfouissement des Scrobiculaires sont les sables à partie fine importante.

— Les sables grossiers sont très difficilement pénétrés et la pénétration est encore plus difficile si la partie fine qui accompagne ces graviers est enlevée.

L'explication est la suivante : lors des premiers essais de pénétration, le pied des Scrobiculaires s'enrobe de fines particules sableuses agglutinées par une substance muqueuse ; ce voile protège le pied qui, s'il est nu, se lèse superficiellement au contact des grains volumineux.

— La pénétration est fort lente dans l'argile compacte, mais elle reste possible.

Au laboratoire donc, la pénétration est lente mais elle est presque toujours possible. Elle est particulièrement difficile dans l'argile à peu près pure et dans les graviers.

II. Expériences sur le terrain.

Plusieurs expériences ont été réalisées suivant le principe suivant : des Scrobiculaires extraites du sédiment sont marquées à l'aide d'un jeu de

signes colorés peints sur les valves. Les individus ainsi marqués sont disposés à la surface du sédiment en des points facilement repérables et leur devenir est observé au cours des heures suivantes et des basses mers suivantes.

L'enfouissement, toujours lent, n'est pas instantané, mais il a toujours lieu sur place sans déplacements latéraux préalables à la surface du sédiment. Les individus en expérience attendent en général la marée haute suivante pour s'enfoncer ; à la marée basse suivante, tous les animaux sont plus ou moins enfouis et d'autant plus profondément que le substrat est plus fin (sans toutefois être argileux) et se signalent déjà par leur trace caractéristique.

Dans l'argile de l'Aber, la pénétration est très lente. Au cours d'une expérience, 24 heures après le dépôt des animaux à la surface de l'argile, ceux-ci s'étaient enfoncés d'1/2 à 3 cm seulement, alors qu'en ce point on les rencontre normalement à une profondeur de 4 à 6 cm.

Tant au laboratoire que sur le terrain donc, l'enfouissement des Scrobiculaires adultes dans le substratum est particulièrement laborieux.

Il reste possible dans tous les types de sédiments, ce qui est en rapport avec le fait que les Scrobiculaires se rencontrent dans des types granulométriques variés ; mais est particulièrement difficile dans les milieux extrêmes : graviers et argile.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Un certain nombre de biotopes à Scrobiculaires ont été étudiés. Au premier abord, ils apparaissent variés et semblent appartenir à des faciès marins (Aber) ou fluvio-marins (estuaire de l'Odern) .

L'euryhalinité des Scrobiculaires s'avère très grande : possibilité de supporter la sursalure et surtout une dessalure extrêmement importante. Les eaux associées aux sédiments à Scrobiculaires sont saumâtres ou peuvent le devenir très facilement.

Les sédiments à Scrobiculaires présentent des caractéristiques granulométriques communes et, en particulier, l'existence constante de trois maxima sur 160 μ , 80-100 μ et 250-315 μ . La composition de ces sédiments est, par ailleurs, très variable, allant d'un sable très grossier à un sable très vaseux. La teneur en vase, très variable (0 à 30 %), ne peut entrer dans la définition des faciès à Scrobiculaires.

La teneur des sédiments en carbonate de calcium varie beaucoup (0 à 75 %) ainsi que la teneur en carbone organique (1 à 20 %).

La macrofaune associée à *Scrobicularia plana* Da Costa, quelquefois riche en individus est toujours assez pauvre en espèces : les deux principales sont *Nereis diversicolor* Müller et *Corophium volutator* Pall., espèces connues pour leur euryhalinité.

On peut donc dire que les biotopes à *Scrobicularia plana* correspondent à des sédiments à 3 maxima où la teneur en vase ne joue qu'un rôle secondaire, dont les eaux associées sont constamment ou temporairement saumâtres et dont la surface est recouverte d'une mince couche d'eau à marée basse, pendant tout ou partie de l'émersion.

En ce qui concerne le problème des faunes saumâtres et l'appartenance des Scrobicularia à ces faunes, on ne saurait laisser les Scrobiculaires dans la liste des espèces saumâtres puisqu'elles peuvent vivre dans des milieux temporairement non dessalés (voire sursalés), présentant alors des conditions fort voisines d'un faciès véritablement marin. On ne saurait, par ailleurs, retirer complètement les Scrobiculaires des espèces saumâtres : l'étude écologique des Scrobiculaires de la région de Roscoff ne les a jamais montrées, en effet, dans des biotopes où la chlorinité est constamment celle d'un véritable milieu marin.

Il apparaît souhaitable de ranger cette espèce à mi-chemin dans une catégorie spéciale d'animaux fouisseurs occupant des zones normalement saumâtres ou le devenant fréquemment. On peut également ranger dans ce groupe *Nereis diversicolor* et *Corophium volutator*. Ces animaux ont en commun une grande euryhalinité et une préférence marquée pour les milieux dessalés.

La structure de l'Aber de Roscoff est d'ailleurs paradoxale ; bien qu'appartenant sans conteste au domaine marin, sa nature de baie fermée et l'apport d'eau douce à divers niveaux en font une zone dont le sédiment est localement et plus ou moins temporairement imbibé d'eau saumâtre, sans qu'il soit permis de parler de faciès saumâtre à propos de ces points.

Parmi les biotopes à Scrobiculaires étudiés, les taches de l'Aber sont particulièrement intéressantes.

Ces taches sont réparties à des niveaux élevés. Elles présentent un certain nombre de caractères qui les différencient des zones environnantes. Morphologiquement, ces taches apparaissent légèrement bombées, la chlorinité de l'eau interstitielle est faible et sa teneur en oxygène dissous particulièrement élevée par rapport au reste de l'Aber. La teneur en eau du sédiment est plus forte que dans l'environnement et la teneur en matière organique plus élevée, la granulométrie accuse un enrichissement très net en parties fines. Leur faune est spéciale.

Cependant, ces taches diffèrent entre elles et l'étude des sédiments qui les composent montre que chacune d'elles appartient au faciès granulométrique général de la partie de l'Aber où on la rencontre.

On peut fournir une interprétation assez approchée de cet ensemble de particularités. Il est hors de doute, tout d'abord, que ces taches sont la conséquence directe d'un apport d'eau douce continentale en profondeur, apport commandé par la structure géologique de l'Aber. Cette arrivée massive d'eau douce entraîne l'abaissement de la chlorinité et probablement l'oxygénation élevée de l'eau interstitielle. Elle explique aussi la haute teneur en eau des sédiments et la couche d'eau superficielle qui persiste à marée basse. Il est possible, mais c'est là une hypothèse, que cette humidité superficielle joue le rôle de piège pour les éléments fins entraînés par le vent des zones voisines, après dessiccation superficielle du sédiment (somet des ripple-marks par exemple). L'enrichissement en éléments fins se ferait évidemment aux dépens du stock sableux disponible dans la zone considérée (« vase » près de la digue du polder, sables fins au niveau de Kerjoie, etc.). La matière organique formant probablement un film autour des grains les plus fins, l'enrichissement en éléments fins explique l'enrichissement en matière organique. Le pouvoir de rétention en eau augmentant avec la finesse du sédiment, il y a là un deuxième facteur expliquant la haute teneur en eau des sédiments des taches.

En ce qui concerne l'écologie des Scrobiculaires, les conclusions obtenues, valables pour une petite région autour de Roscoff, devraient être complétées par une étude écologique sur une longueur de côte beaucoup plus grande. Une telle étude permettrait de voir si les facteurs de répartition des Scrobiculaires, mis en évidence localement, peuvent être intégrés à une plus grande échelle.

(Station Biologique de Roscoff, Laboratoire d'Anatomie et d'Histologie Comparées de la Sorbonne et Institut des Hautes Etudes de Tananarive.)

Summary

The author studied many biotopes with *Scrobicularia plana* around Roscoff.

Some facies of sandy-muddy strands and some estuarine facies are described here. Their levels are high but the surface of the sediment remains always damp at low tide.

The ecological conditions of these facies (granulometry and chemical characters, physical characters of the interstitial waters, macrofauna associated with them) are determined.

The granulometrical diagrams of the sediments with *Scrobicularia* show constant maxima but the importance of the fine elements varies much and a biotope with *Scrobicularia* should not be defined by a high mud content.

The interstitial water, with a variable oxygenation, is characterized by a strong disposition to lowering salinity, besides this one may be extreme. Because of their high euryhalinity, *Scrobicularia* can live in media whose salinity is temporarily or constantly lowered. *Scrobicularia plana* must be placed between the species of the properly brackish faunas and those of the properly marine ones as is also the case of *Nereis diversicolor* and *Corophium valutator*, two species most often associated with *Scrobicularia*.

Laboratory trials and experiences on the spot show that adult *Scrobicularia* can always burrow but they do very slowly, particularly in gravels and clay.

Because of their own ecological conditions, the spots with *Scrobicularia* of the Aber are very different from the neighbouring facies with *Arenicola*. An attempt of general interpretation of the conditions is proposed.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AMOUREUX, L., 1959. — Quelques enclaves d'eau douce en plein milieu marin. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 249, 15, pp. 1406-1408.
- DE BEAUCHAMP, P., 1914. — Les grèves de Roscoff. *L'homme, Paris*, 270 p.
- BOURCART, J. et FRANCIS-BŒUF, CL., 1939. — Sur la véritable signification des sables vaseux et des vases sableuses. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 209, pp. 568-570.
- BOURCART, J. et FRANCIS-BŒUF, CL., 1942. — La vase. *Hermann, Paris. Actualités Scientifiques et Industrielles*, 67 p.
- BRAJNIKOV, B., FRANCIS-BŒUF, CL. et ROMANOVSKY, V., 1943. — Techniques d'études des sédiments et des eaux qui leur sont associées. *Hermann, Paris. Actualités Scientifiques et Industrielles*, 110 p.
- BRUCE, J.-R., 1928. — Physical factors on the sandy beach. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 15, pp. 535-552.
- CORNET, R. et MARCHE-MARCHAD, L., 1951. — Inventaire de la faune marine de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff, Supplément 5*, 80 p.
- DAUTZENBERG, P. et FISCHER, P., 1924. — Les Mollusques marins du Finistère et en particulier de la région de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff, fasc. 3*, pp. 1-180.
- DEMOLON, L., 1952. — Dynamique du sol. *Dunod, Paris*, 520 p.
- FISCHER, E., 1928. — Recherches de Bionomie et d'Océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche. *Ann. Inst. Océanogr.* V, pp. 201-429.
- FRANC, A., 1960. — Classe des Bivalves, in P.P. Grassé. *Traité de Zoologie*, V, fasc. 2, pp. 1845-2164.
- FRANCIS-BŒUF, CL., 1946. — Les sables de l'Aber et leur milieu intérieur. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 223, pp. 483-485.
- FRANCIS-BŒUF, CL., 1947. — Sur la teneur en oxygène dissous du milieu intérieur des vases fluvio-marines. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 225, pp. 392-394.
- GUÉRIN, M., 1960. — Observations écologiques sur *Convoluta roscoffensis* Graff. *Cah. Biol. Mar.* I, n° 2, pp. 205-220.
- HADERLIE, E.C. and CLARK, R.B., 1959. — Notes on the intertidal fauna of some sandy and muddy beaches in the Bristol Channel and Severn Estuary. *Proc. Bristol Nat. Soc.* 29 (5), pp. 459-483.
- HARVEY, H.W., 1949. — Chimie et biologie de l'eau de mer. *Presses Universitaires de France, Paris*, 177 p.
- HOLME, N.A., 1949. — The fauna of sand and mud banks near the mouth of the Exe estuary. *J. Mar. Biol. Ass.* XXVIII, pp. 189-237.
- JOUBIN, L., 1908. — Etudes sur les gisements de Mollusques comestibles des côtes de France. La côte Nord du Finistère. *Bull. Inst. Océanogr.*, 115, 20 p.
- MONOD, T., 1924. — La région de la Basse Seulle. Etude bionomique. *Trav. Stat. Biol. Roscoff, fasc. 4*, pp. 1-74.
- NICLOUX, M., 1930. — Le dosage de l'oxygène dissous dans l'eau de mer. *Bull. Inst. Océanogr.*, 563, 20 p.
- PENNAK, R.W., 1951. — Comparative ecology of the interstitial fauna of fresh water and marine beach. *Année Biologique*, 27, pp. 449-480.
- PRENANT, M., 1932. — L'analyse mécanique des sables littoraux et leurs qualités écologiques. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 84, pp. 581-595.

- PRENANT, M., 1955. — Maxima caractéristiques des graphiques granulométriques des sables de la zone des marées des côtes bretonnes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 241, 10, pp. 1062-1065.
- PRENANT, M., 1958. — Ecologie des sables intercotidaux et traduction approximative des données granulométriques en nombre de grains. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 246, 10, pp. 1582-1585.
- PRENANT, M., 1960. — Etudes écologiques sur les sables intercotidaux. I. - Questions de méthode granulométrique. Application à trois anses de la Baie de Quiberon. *Cah. Biol. Mar.* I, n° 3, pp. 295-340.
- PRENANT, M. et DUVAL, L., 1926. — Documents sur les variations de la salure dans quelques estuaires de la région de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, fasc. 4, pp. 75-91.
- RIVIÈRE, A., 1937. — Contribution à l'étude géologique des sédiments sableux. *Ann. Inst. Océan.* 17, fasc. 4, pp. 213-240.
- RULLIER, F., 1959. — Etude bionomique de l'Aber de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 10, 350 p.
- SPOONER, G. and MOORE, M.B., 1940. — The ecology of the Tamar estuary, VI. *J. Mar. Biol. Ass.*, 24, pp. 283-330.
- SMITH, J., 1955. — Salinity variation in interstitial water of sand at Kames Bay, Millport, with reference to the distribution of *Nereis diversicolor*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 34, pp. 33-46.
- WELSCH, J., 1919. — L'argile à Scrobiculaires des marais maritimes du Centre Ouest de la France. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, XIX, pp. 46-61.
- YONGE, C.M., 1953. — Aspects of life on muddy shores. In *Essays in marine Biology*. Oliver and Boyd, pp. 29-49.

OPHRYOTROCHA PUERILIS SIBERTI, O. HARTMANNI
ED O. BACCII
NELLE ACQUE DI ROSCOFF (I)

par

Umberto Parenti

Istituto di Zoologia della Università di Modena.

Résumé

L'auteur décrit *Ophryotrocha baccii* qui fait partie de la microfaune interstitielle du sable des environs de Roscoff. Plusieurs exemplaires d'*Ophryotrocha* vivants ont été identifiés avec la *O. hartmanni* de Huth qui a été décrite de nouveau dans ce travail. *O. puerilis* de Roscoff appartient à la sous-espèce *siberti*; des croisements entre des individus de la sous-espèce méditerranéenne, *O. puerilis puerilis* provenant de Livourne et des individus de Roscoff, appartenant à la sous-espèce atlantique, *O. puerilis siberti* ont permis de démontrer expérimentalement la possibilité d'un échange génétique entre les deux sous-espèces.

Nel 1869 Claparede e Mecznirow descrissero il tipo del genere *Ophryotrocha*, l'*O. puerilis*, su esemplari raccolti nelle vasche dell'Acquario di Napoli. In questo Eunicide l'apparato mascellare subisce, come ha dimostrato il Bonnier (1893), una serie di profonde trasformazioni con il variare dell'età. A causa di questo fenomeno furono descritte, come specie nuove, individui di *O. puerilis* con apparati mascellari diversi da quello figurato dai primi autori.

Nel 1878 lo Studer descrive l'*O. claparedei* raccolta sulle alghe verdi della zona litorale dell'isola Kerguelen nei mari antartici. Bonnier (1893) ed il Monticelli (1892) identificarono questa specie con la *O. puerilis*, mentre Viguiet (1886), Ehlers (1913), Augener (1924-1928), Benham (1921) ed ultimamente Bacci e La Greca (1961) tendono a considerare separate le due entità.

Nel 1933 Huth crea due nuove specie, l'*O. hartmanni* di Plymouth e la *O. gracilis* di Helgoland. Le descrizioni dell'Huth, per quanto fondate su caratteri di solito ignorati nella sistematica dei Policheti, si sono rivelate sufficienti per una identificazione sicura quando si lavori su materiale vivente e studiato citologicamente.

(1) Ricerca eseguita con un contributo del C.N.R. italiano. Si ringrazia il Direttore ed il personale della Stazione biologica di Roscoff per la ospitalità e la preziosa assistenza.

Nel 1938 la Wesenberg-Lund identifica la *Eteonopsis geryonicola* Bidenkap, polichete parassita sulle branchie di *Geryon* sp. con una *Ophryotrocha* che differisce da tutte le altre specie soprattutto per le eccezionali dimensioni.

E' del 1954 la descrizione da parte del Levi della *O. minuta*, componente della microfauna interstiziale delle sabbie dell'isola Callot, nelle vicinanze di Roscoff, sull'Atlantico.

Infine nel 1961 Bacci e La Greca hanno descritto la *O. labronica* delle coste tirreniche dell'Italia (Napoli e Livorno). Il Bacci e La Greca avevano precedentemente dimostrato (1953 b), in base a differenze genetiche e morfologiche, che la *O. puerilis* é una specie politipica nella quale é possibile distinguere fino ad ora due sottospecie geografiche, la *O. puerilis puerilis* e la *O. puerilis siberti*.

Questa nota si riferisce a materiale raccolto durante un soggiorno alla Stazione Biologica di Roscoff nell'estate del 1960.

Fra la microfauna interstiziale delle sabbie dell'Ile Vert, nelle immediate adiacenze della Stazione, ho rinvenuto un certo numero di esemplari di una nuova specie di *Ophryotrocha* che ho chiamato *O. baccii*. Ho inoltre potuto riconoscere in una *Ophryotrocha* che é abbondante in alcune vasche dell'Acquario la *O. hartmanni* di Huth che occorre peraltro ridescrivere in base ai criteri speciografici in uso. La raccolta di numerosi esemplari della forma atlantica della *Ophryotrocha puerilis*, mi ha quindi permesso di precisare i rapporti genetici esistenti fra le sottospecie atlantica e mediterranea.

Ophryotrocha baccii sp. nov. (Fig. I, 1).

Prostomio più lungo che largo con il margine anteriore arrotondato. Segmento boccale nettamente separato dal prostomio, apodo ed acheto come il primo segmento del corpo e fornito di un paio di ciuffi di ciglia poco evidenti.

Due occhi pigmentati ai lati del segmento boccale.

Antenne e palpi molto più lunghi che in *O. puerilis*.

Tutti i segmenti del corpo, tranne il primo, provvisti di parapodi e setole.

Parapodi subcilindrici, sostenuti da una robusta acicula (Fig. I, 2), distalmente suddivisi in tre o quattro lobi dei quali uno, ventrale, più allungato.

Cirri ventrali e dorsali ben sviluppati, più lunghi e sottili nei parapodi degli ultimi segmenti setigeri.

Tre tipi di setole: setole dorsali semplici leggermente dilatate nell'ultimo terzo distale, provviste di un piccolo dente alla estremità, in numero di tre per parapodio (Fig. I, 3); setole ventrali composte in numero di quattro per parapodio con l'asta eterogonfa diritta ed il pezzo distale a falce con un piccolo dente terminale (Fig. I, 4); due di queste setole presentano il pezzo falciforme molto più allungato (Fig. I, 5): setole semplici in numero di una o due per parapodio, esili e non sempre facilmente individuabili.

Pigidio più largo che lungo provvisto di due uriti allungati e sottili.

Nelle *Ophryotrocha labronica*, *puerilis* ed *hartmanni* le mascelle superiori del tipo giovanile si conservano in molti adulti mentre al contrario il labbro subisce senza eccezioni la serie di profonde trasformazioni che si accompagnano al variare dell'età. Su questa base si può spiegare la presenza in tutti gli individui di *O. baccii* di

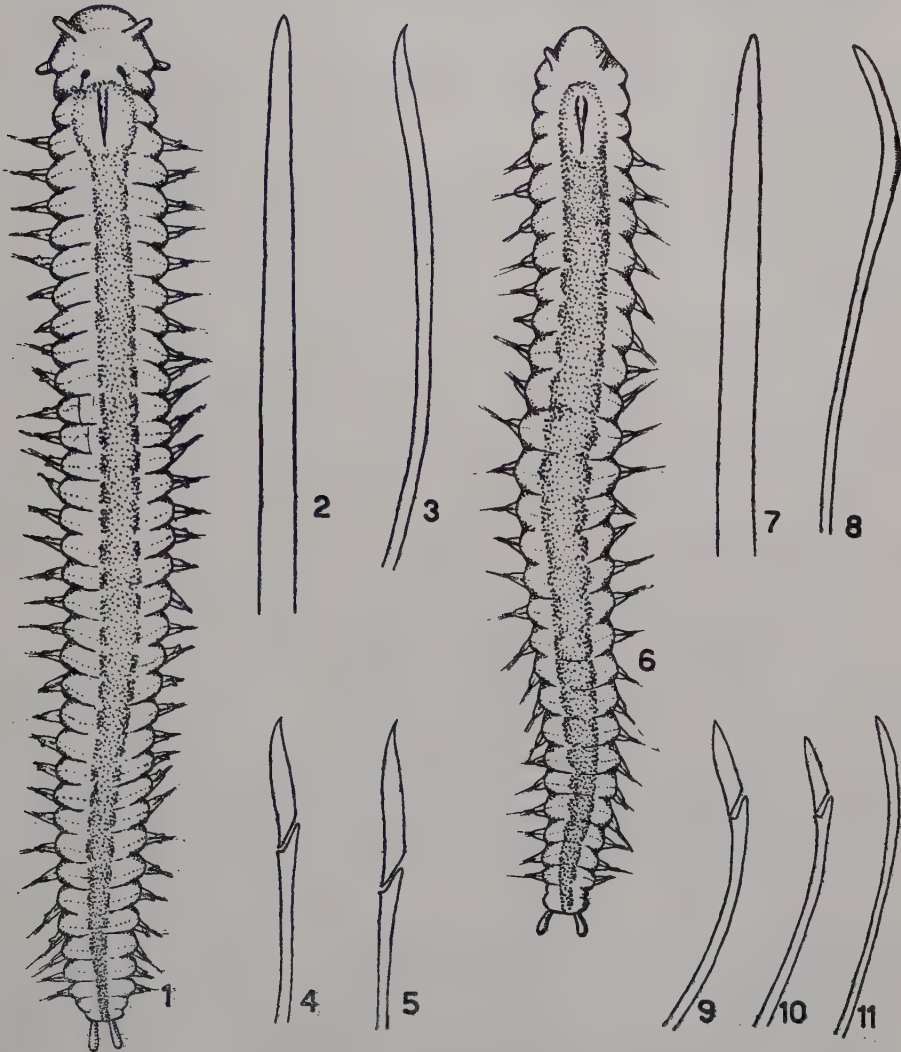


FIG. I

1: *Ophryotrocha baccii* nov. sp.; 2: acicula di *O. baccii*; 3, 4, 5: setole dorsali e ventrali di *O. baccii*; 6: *Ophryotrocha hartmanni*; 7: acicula di *O. hartmanni*; 8, 9, 10, 11: setole dorsali e ventrali di *O. hartmanni*.

mascelle superiori di tipo giovanile assieme al labbro caratteristico degli adulti.

Le mascelle superiori (Fig. II, 6) sono formate dalle mandibole e da una duplice serie di sette lamine variamente sclerificate. Ciascuna branca delle mandibole é costituita da un peduncolo posteriore

sottile che si allarga anteriormente in una ampia lamina provvista sul bordo mediano di cinque robusti denti. La faccia ventrale di ogni branca è percorsa da una ampia fascia sclerificata ai margini che si continua in una serie di sette lamine indicate, a partire dalla posteriore, con la lettera D seguita da un numero progressivo.

Le lamine D 1, D 2 e D 3 a dimensioni progressivamente decrescenti sono molto sclerificate, provviste ciascuna di un robusto dente e con il bordo mediano dentellato. Le lamine D 4, D 5, D 6 e D 7 subtriangolari sono poco sclerificate e munite di dentelli su tutto il margine anteriore.

Labbro robusto (Fig. II, 7) i cui due rami presentano sul margine interno una forte rientranza in modo che è possibile distinguere una porzione anteriore tozza ed una posteriore nettamente più sottile.

Individui a trenta-trentadue segmenti setigeri e 5-6 mm. di lunghezza.

Colore bianco giallastro.

L'O. baccii è una tipica specie mesopsammica, dotata di deboli movimenti natatori, localizzata e scarsa. Dei numerosi prelievi di sabbia praticati in una vasta area compresa tra la Stazione biologica ed il canale di Batz solo uno, effettuato davanti all'Ile Vert, ha dato un certo numero di esemplari.

L'O. baccii differisce dalla *O. puerilis puerilis* per i seguenti principali caratteri :

- Antenne e palpi molto sviluppati.
- Occhi chiaramente visibili negli individui vivi come due macchie pigmentate ai lati del segmento boccale.
- Parapodi con cirri ventrali e dorsali lunghi.
- Mandibole del tipo giovanile costituite da un sottile peduncolo posteriore che anteriormente si allarga a formare una ampia lamina munita di cinque robusti denti.

La nuova specie differisce inoltre dalle *O. labronica*, *hartmanni* e *minuta* per la presenza di cirri dorsali e ventrali molto sviluppati, da *O. geryoncola* soprattutto per le dimensioni mentre i rapporti con *O. claparedei* ed *O. gracilis* non possono per el momento essere ancora ben definiti.

Ophryotrocha hartmanni Huth (ridescrizione) (Fig. I, 6).

Prostomio triangolare.

Segmento boccale quasi completamente fuso con il prostomio, fornito lateralmente di un paio di ciuffi di ciglia, apodo ed acheto come il primo segmento del corpo.

E' stato impossibile distinguere gli occhi sia in esemplari vivi che fissati.

Antenne poco sviluppate e palpi assenti sostituiti da ciuffi di ciglia.

Tutti i segmenti del corpo tranne il primo provvisti di parapodi e setole.

Parapodi subcilindrici, distalmente suddivisi in tre o quattro lobi, sostenuti da una robusta acicula (Fig. I, 7). I parapodi del

secondo e terzo segmento setigero portano in posizione dorsale ed anteriore un folto ciuffo di ciglia.

Cirri dorsali e ventrali assenti.

Setole di tre tipi ; setole dorsali semplici in numero di due o tre per parapodio, curvate in corrispondenza del terzo distale e zigrinate

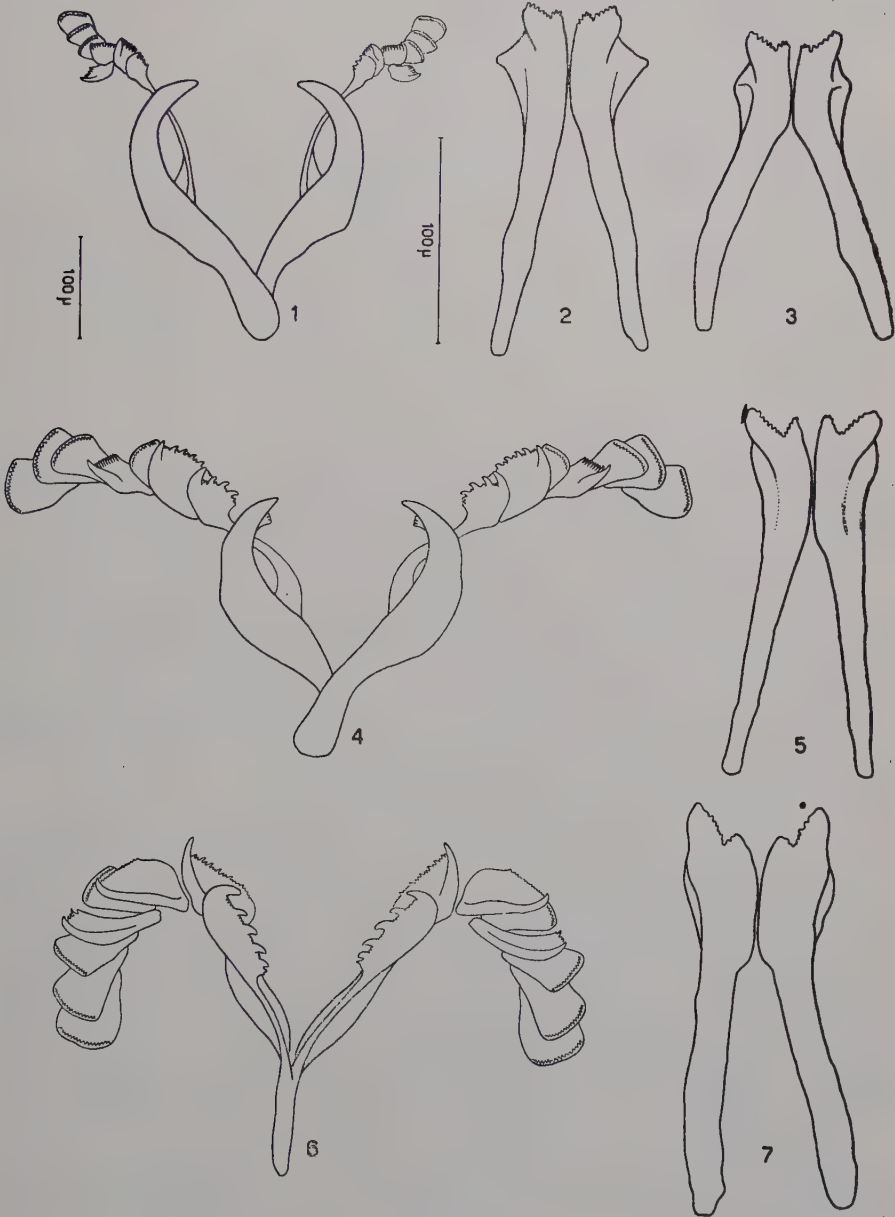


FIG. II

1 : mascelle superiori di adulto di *O. puerilis puerilis* ; 2, 3 : labbri di individui adulti di *O. puerilis puerilis* ed *O. puerilis siberti* ; 4, 5 : mascelle superiori e labbro di adulto di *O. hartmanni* ; 6, 7 : mascelle superiori e labbro di adulto di *O. baccii*.

in tale tratto sul bordo esterno (Fig. I, 8) : setole dorsali semplici in numero di una o due per parapodio anche esse ricurve nell'ultimo tratto ma di minore lunghezza, più esili e senza zigginatura (Fig. I, 11) : setole ventrali composte in numero di due o tre per parapodio con l'asta eterogonfa fortemente curvata ed il pezzo distale a falce senza dente terminale (Fig. I, 9, 10). In *O. hartmanni* come in *O. baccii* è possibile distinguere due tipi di setole composte in base alla diversa lunghezza del pezzo falciforme distale.

Pigidio più largo che lungo provvisto di due uriti a clava.

Mandibole dell'adulto a pinza (Fig. II, 4) con ciascuna delle branche fornita medialmente oltre al dente apicale di un robusto dente preapicale che talvolta può presentarsi suddiviso in due o tre dentelli minori. Le mascelle superiori oltre alle mandibole presentano una doppia serie di sette lamine. La D 1 è fortemente sclerificata e fornita di quattro tozzi denti, la D 2 e la D 3 presentano un robusto dente ed il margine mediano profondamente inciso. Le lamine D 4, D 5, D 6 di dimensioni quasi eguali e la D 7 leggermente più grande sono poco sclerificate e con il bordo anteriore minutamente dentellato.

Il labbro (Fig. II, 5) di aspetto variabile non si differenzia molto da quello di *O. puerilis puerilis* (Fig. II, 3).

Nelle mascelle superiori di tipo giovanile (Fig. III, 4) che si conservano pressoché invariate in gran numero di adulti, le due branche delle mandibole sono dentate lungo quasi tutto il bordo mediano. Le due serie di lamine poco differiscono da quelle dell'adulto ; solo la D 1 presenta maggiori dimensioni ed è meno sclerificata.

Il labbro dei giovani (Fig. III, 5), simile a quello di *O. puerilis puerilis* per la forma, ne differisce invece per la costante presenza sulla parte interna del bordo mediano di ogni branca di una apertura irregolarmente ovale talvolta ricoperta da una esile membrana.

In alcuni esemplari a 20-22 segmenti si riscontra la presenza del labbro con le due branche irregolari e fuse anteriormente (Fig. III, 7). Tale malformazione impedisce agli individui di nutrirsi normalmente per cui appaiono esili e lenti nei movimenti.

Corpo di color bianco giallastro con i segmenti setigeri circondati da una sottile linea iridescente ed azzurrastra. Lunghezza mm. 3-4.

L'*O. hartmanni* è essenzialmente carnivora e male si adatta all'allevamento in laboratorio. A Roscoff era peraltro particolarmente abbondante sul fondo delle vasche ricche di detrito organico. Gli individui adulti si costruiscono un fodero con sabbia e detriti vari all'interno del quale vengono deposte le uova in un manicotto. Negli allevamenti in laboratorio ho constatato al massimo la deposizione di una ventina di uova mentre in natura spesso si superano le cinquanta unità. Le uova sono molto più grandi di quelle di *O. puerilis* potendo raggiungere un diametro di 200 μ .

Nel nuoto gli individui di questa specie si contraggono ritirando i parapodi e gli uriti ed assumendo una forma tondeggiante a torpedine.

La *O. hartmanni* presenta un corredo diploide di dieci cromosomi come *O. gracilis* mentre *O. puerilis* ed *O. labronica* possiedono rispettivamente otto e sei cromosomi (U. Parenti, 1960a).

Ho potuto confermare anche un altro dato fornito da Huth nella sua sommaria descrizione e cioè la presenza di elementi germinali maschili nei primi segmenti del corpo contemporaneamente agli ovociti che occupano i rimanenti segmenti. Si nota quindi in questa specie una differenziazione fra regioni a sessualità eterologa che non si riscontra né in *O. puerilis* né in *O. labronica* (U. Parenti, 1960 b).

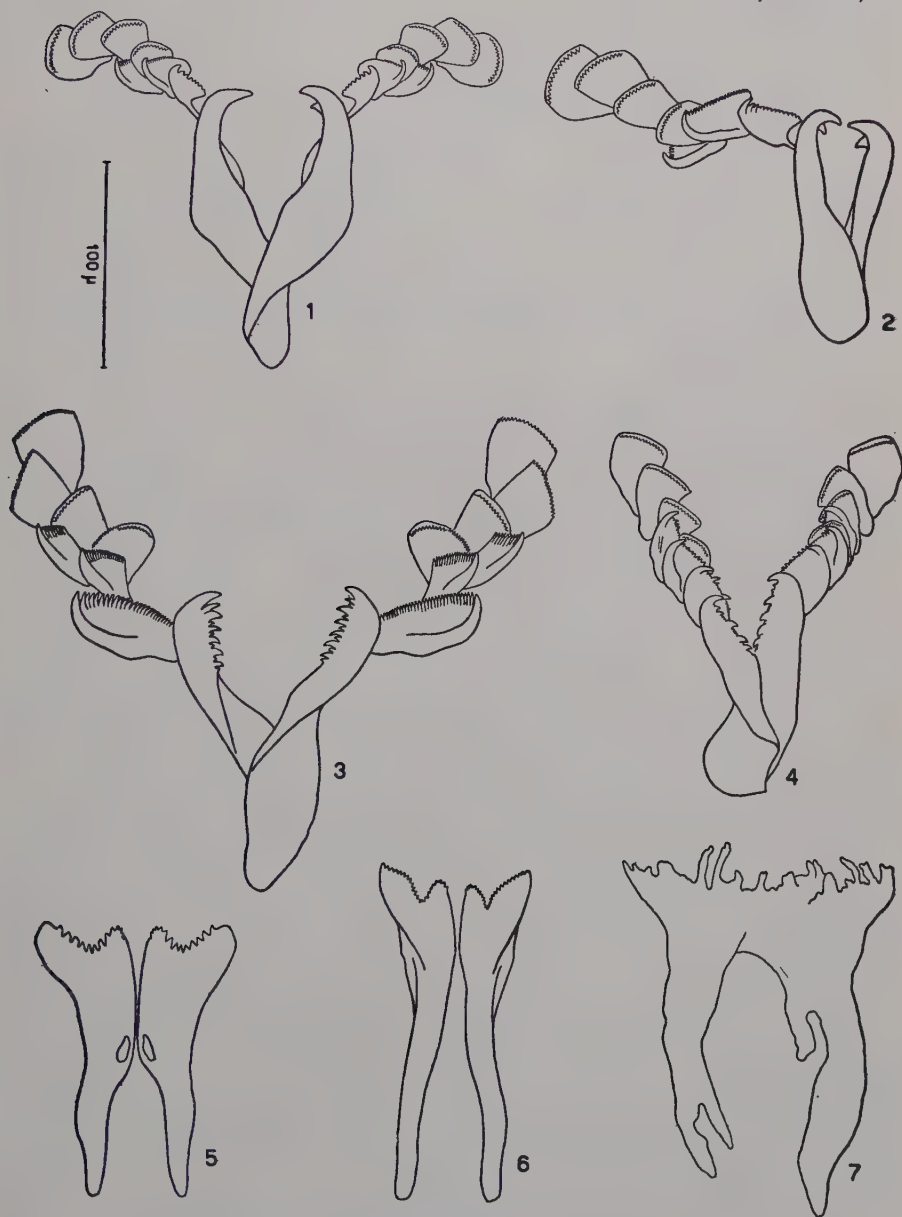


FIG. III

1 e 6: mascelle superiori e labbro di adulto di *O. labronica*; 2, 3, 4: mascelle superiori del tipo giovanile in adulti di *O. labronica*, *O. puerilis* e *O. hartmanni*; 5: labbro di giovane di *O. hartmanni*; 7: labbro anomalo in un individuo a 22 segmenti setigeri di *O. hartmanni*.

Ricerche sul differenziamento sessuale di questa specie sono in corso.

L'Huth dette come caratteri distintivi di questa specie :

- Lunghezza di circa 4-5 mm.
- Corpo dei giovani e degli adulti contratto nel nuoto a forma di torpedine.

— Presenza di spermi nei primi tre segmenti parapodiali e di ovociti dal quarto segmento parapodiale in poi.

— Uova di 150-200 μ di diametro.

— Deposizioni di 15-20 uova in capsule con involucro rigido.

— Corredo diploide di dieci cromosomi.

Lo studio di esemplari in vivo, l'allevamento in coltura, l'esame citologico rendono dunque ben riconoscibile l'animale in base a questi caratteri, tanto più che la località di Plymouth dove l'Huth raccolse questa specie è molto vicina a Roscoff.

In base dunque ai caratteri osservati dall'Huth ed a quelli messi in evidenza dallo scrivente si può dire che l'*O. hartmanni* differisce dalla *O. puerilis* per le seguenti principali caratteristiche :

- Palpi assenti.
- Occhi non visibili.
- Parapodi senza cirri dorsali e ventrali.
- Mandibole dell'adulto provviste sul margine interno di ogni branca di un robusto dente preapicale. Labbro dei giovani con una apertura ovale sulla parte interna del bordo mediano di ogni branca.
- Corpo contratto a torpedine durante il nuoto.
- Corredo diploide di dieci cromosomi.
- Uova di 150-200 μ di diametro deposte all'interno di un foderò.
- Presenza nello stesso individuo di regioni a sessualità eterologa.

Questa specie si differenzia da tutte quelle fino ad ora descritte soprattutto per il caratteristico ed inconfondibile aspetto che gli individui assumono nel movimento.

Ophryotrocha puerilis siberti nelle acque di Roscoff.

Nelle vasche dell'Acquario di Roscoff assieme alla *O. hartmanni* è comune la sottospecie atlantica della *O. puerilis*, la *O. puerilis siberti*. Mentre le ricerche di Bacci e La Greca (1953 a) avevano rilevato che gli incroci tra individui delle due sottospecie di *O. puerilis*, *O. puerilis puerilis* ed *O. puerilis siberti* provenienti rispettivamente da Napoli e da Plymouth sono costantemente infecondi, la abbondanza di materiale di Roscoff da me impiegato ed incrociato con ceppi della *O. puerilis* tipica, di Livorno, mi ha permesso invece di dimostrare che è possibile ottenere una piccola percentuale di figli perfettamente vitali. Su 2463 uova deposte da dieci coppie in circa sessanta giorni lo 0,81 % ha infatti dato origine a individui normali mentre l'1,19 % ha prodotto giovani anomali morti dopo breve tempo.

E' quindi dimostrata sperimentalmente la possibilità di uno scambio genetico sia pur debole tra le due sottospecie che era stata postulata da Bacci e La Greca (1953 b) in base a considerazioni di carattere zoogeografico e morfologico.

BIBLIOGRAFIA

- AUGENER, H., 1924. — Polychaeta I. Polychaeten von den Auckland-und Campbell Inseln. *Videns Medd. Kjöbenhavn*, 75, pp. 1-115.
- AUGENER, H., 1928. — Die Polychäten von Spitzbergen. *Fauna Arctica Jena*, 5, pp. 647-834.
- BACCI, G., et LA GRECA, M., 1953 a. — La differenziazione intraspecifica di *Ophryotrocha puerilis* (Clap. e Meczn.) nel Mediterraneo e nell'Atlantico. (Ann. Polychaeta). *Boll. Zool.*, 20, pp. 93-98.
- BACCI, G., et LA GRECA, M., 1953 b. — Genetic and Morphological Evidence for Subspecific Difference between Naples and Plymouth Populations of *Ophryotrocha puerilis*. *Nature*, 171, pp. 1115-1116.
- BACCI, G., et LA GRECA, M., 1961. — Una nuova specie di *Ophryotrocha* delle coste tirreniche. *Boll. Zool.*, 28 (in stampa).
- BENHAM, W.B., 1921. — Polychaeta. Austral. Antarctic Exped. 1911-1914. *Sci. Reps. Ser. C. (Zool. and Bot.)* 6, pt. 3, pp. 1-128.
- BONNIER, J., 1893. — Notes sur les Annélides du Boulonnais. - I. *L'Ophryotrocha puerilis*, Clap. et Metsch., et son appareil maxillaire. *Bull. Scientif. Fr. Belgique*, 25, pp. 198-222.
- CLAPARÈDE, E., et MECZNIKOW, E., 1869. — Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden. *Z. wiss. Zool.*, 19, pp. 163-205.
- EHLERS, H., 1913. — Die Polychaeten - Sammlungen der Deutschen Sudpolar - Expedition 1901-1903. (In: Sudpolar - Exp. 13, H. 4.) Berlin (G. Reimer), pp. 387-598.
- HUTH, W., 1933. — *Ophryotrocha* studien. - I. Zur Cytologie der Ophryotrochen. *Z. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, 20, pp. 309-381.
- LEVI, C., 1954. — *Ophryotrocha minuta* nov. sp. nouveau polychète mesopsammique. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 79, pp. 466-469.
- MONTICELLI, F.S., 1892. — Notizia preliminare intorno ad alcuni inquilini degli Holothurioidea del Golfo di Napoli. *Monit. zool. ital.*, 3, pp. 248-256.
- PARENTI, U., 1960 a. — Citotassonomia del genere *Ophryotrocha* (Annelida, Polychaeta). *Rend. Acc. Naz. Lincei*, 28, pp. 386-389.
- PARENTI, U., 1960 b. — Self-Fertilisation in *Ophryotrocha labronica*. *Exper.*, 16, pp. 413-416.
- STUDER, T., 1878. — Beiträge zur Naturgeschichte wirbelloser Thiere von Kerguelensland. *Arch. f. Nat.*, 44, pp. 111-121.
- VIGUIER, C., 1886. — Etudes sur les Animaux inférieurs de la Baie d'Alger. - II. Recherches sur les Annélides Pélagiques. *Arch. Zool. Exp.* (2), 4, pp. 347-442.
- WESENBERG-LUND, E., 1938. — *Ophryotrocha geryoncola* (Bidenkap) = *Eteonopsis geryoncola* (Bidenkap) refound and redescribed. *Medd. fran. Göteborgs Mus. Zool. Avdelr.*, 91, pp. 1-14.

PLEUROCOPTES HYDRACTINIAE
(CILIATA PLEURONEMATINA)
ET SON ADAPTATION STRUCTURALE
A LA VIE ÉPIZOIQUE

par

Emmanuel Fauré-Fremiet
Collège de France

Wallengren (1896) a décrit sous le nom de *Pleurocoptes hydractiniae* un Cilié commensal externe de *Hydractinia echinata* Johnst., observé pendant l'été 1892 à la Station zoologique de Kristineberg sur la côte de Bohuslând. Il a constaté que cet Infusoire est un Pleuronémien bien caractérisé par la présence, sur le bord droit de son péristome, d'une large membrane ondulante. Il se déplace rapidement sur la surface de son hôte, comme sur toute autre surface solide, à laquelle il adhère par son côté gauche, de forme concave, et fonctionnant comme une ventouse. Le côté droit est assez fortement bombé. Kahl (1935) considère le genre *Pleurocoptes* comme très voisin du genre *Pleuronema*.

J'ai trouvé de nombreux exemplaires de cette espèce sur les *Hydractinia* recouvrant les coquilles habitées par des Pagures (*Eupagurus Bernhardi*) récoltés à Roscoff, et j'ai pu reconnaître certaines dispositions de la ciliature qui semblent tout à fait particulières à ce genre.

A côté des examens effectués sur le Cilié vivant observé entre lame et lamelle, il est facile d'obtenir du matériel fixé, en versant dans une salière quelques centimètres cubes de réactif et en plongeant dans ce liquide les colonies de *Hydractinia* ; une agitation convenable, favorisée par l'usage d'une pipette, permet de laver les Polypes et de séparer les Ciliés qui tombent au fond du récipient. On les recueille aisément à la pipette fine pour les transférer dans les liquides de lavage.

Les techniques suivantes ont été utilisées :

Pour l'appareil nucléaire : fixation au liquide de Allen ou bien au Sublimé acétique ; lavage convenable ; fixation sur lame à l'albumine de Mayer (coagulée par le mélange alcool-formol) ; réaction de Feulgen.

Pour l'infuciliature : fixation rapide au liquide chromo-osmique de Champy, puis liquide au nitrate de cobalt et formol de Da Fano et imprégnation argentique selon Chatton et Lwoff.

Pour les cils : coloration à l'hématoxyline Delafield après fixation osmio-phosphotungstique.

Les *Pleurocotes* de Roscoff, de contour irrégulièrement ovalaire, mesurant environ $100\ \mu$ de long, tandis que Wallengren note seulement 60 à $70\ \mu$ pour les exemplaires du Bohuslând.

La face ventrale, occupée par le péristome, est étroite et occupe apparemment une position latérale, le côté gauche de l'Infusoire jouant le rôle d'une face ventrale adhésive, et le côté droit celui d'une face dorsale libre (Fig. 1 et 3). Comme l'a déjà noté Wallengren, la

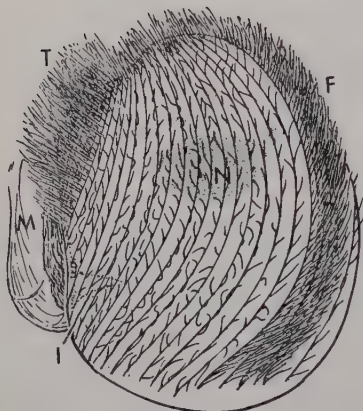


FIGURE 1

Côté gauche (ou pseudo-ventral) de *Pleurocotes* ; tracé demi-schématique d'après une préparation à l'hématoxyline. M, membrane ondulante parorale (les membranelles adorales M_1 et M_3 sont visibles au contact du corps). I, infundibulum buccal. T, champ thigmotactique ; F, frange véligère latéro-dorsale ; N, macronucleus avec quatre micronuclei situés au-dessus.

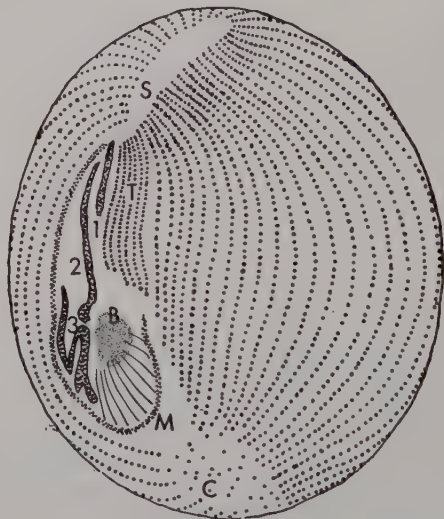


FIGURE 2

Infraciliature d'un individu déformé par la fixation et montrant la face ventrale.

B, aire buccale ; M, membrane ondulante droite ; 1, 2, 3, les trois membranelles adorales ; T, champ thigmotactique ; S, suture frontale ; C, pôle postérieur.

dépression péristomienne descend jusque vers le quart inférieur de la face ventrale et s'approfondit brusquement en un petit infundibulum buccal.

L'imprégnation argentique montre clairement la ciliature péristomienne chez un individu convenablement déformé. Le côté droit est bordé par la grande membrane parorale (Fig. 2) ; mais celle-ci s'infléchit au-dessous de la bouche et remonte jusqu'à son niveau sur le côté gauche. L'intérieur de la courbe ainsi décrite est occupée par de fines striations qui convergent vers le cytostome proprement dit ; cette structure, particulièrement développée chez les *Pleuronema* (Sous-Ordre Pleuronematina, Fauré-Fremiet 1950, in Corliss 1956, 1961) se retrouve encore chez les Hymenostomatida tetrahymenina (voir Parduz 1937, 1939, 1942, Thompson 1958, Berger 1959, Berger et Thompson 1960). Les trois membranelles adorales sont : M_1 , courte, située

en haut et à gauche de l'aire péristomienne ; M_2 , allongée, légèrement courbe, occupant une position moyenne et descendant jusqu'au niveau du cytostome ; M_3 , doublement contournée au-dessous de M_2 , et resserée entre le cytostome et la membrane parorale (voir Dragesco 1960).

L'aire péristomienne est bordée à droite par des cinéties courbes, parallèles à la membrane parorale, allongées entre une zone polaire postérieure occupée par des cinétosomes dispersés, et une zone d'affrontement antérieure, ou suture frontale, qui s'étend depuis l'angle supérieur de l'aire péristomienne jusqu'à l'apex du corps.

Le côté gauche de l'aire péristomienne est bordé par un champ comportant 7 à 8 cinéties courtes, serrées, allongées entre la suture

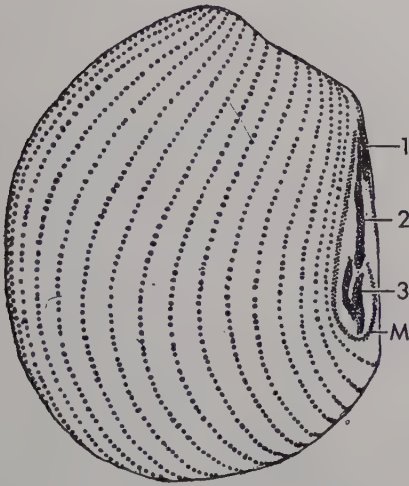


FIGURE 3

Infraciliature de la face droite (ou pseudo-dorsale) avec un aspect oblique du péristome.

M, membrane ondulante parorale ; 1, 2, 3, les trois membranelles adorales.

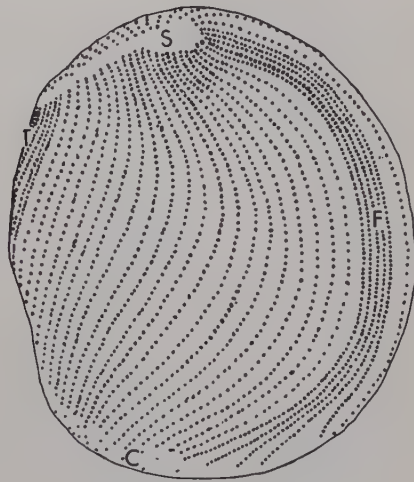


FIGURE 4

Infraciliature de la face latérale gauche (ou pseudo-ventrale) montrant la frange véligère F, et une partie du champ thigmotactique T ; S, suture frontale ; C, pôle postérieur.

frontale et le cytostome ou la partie supérieure gauche de la courbe dessinée par la membrane parorale. Ces cinéties portent des cils assez longs, déjà notés par Wallengren, et constituant en fait un champ thigmotactique ventral.

La ciliature somatique est constituée par d'assez nombreuses cinéties approximativement méridiennes, dessinant de larges courbes entre la suture frontale et la zone polaire antapicale ; Wallengren écrit : « Das Cilienkleid ist fein, dicht, und an beiden Seiten gleichförmig », ce qui exprime exactement l'aspect général. Cependant l'imprégnation argentique de l'infraciliature et la coloration des cils mettent en évidence une intéressante particularité, soit la différenciation de cinq rangées ciliaires au long du bord dorsal de la face gauche ou pseudo-ventrale (Fig. 1 et 4).

Les cinq rangées ciliaires sont étroitement rapprochées les unes des autres et portent des cils longs et serrés ; leur ensemble constitue une frange véligère latéro-dorsale à peu près semi-circulaire, presque

symétriquement située à l'opposé du champ thigmotactique latéro-ventral. Ces deux différenciations ciliaires concourent apparemment à l'adhésivité de l'Infusoire et suggèrent quelques comparaisons avec d'autres Ciliés à la fois adhésifs et mobiles sur la surface de leur hôte.

Le type le plus hautement différencié de ventouse fixatrice est donné par la cupule adhésive basale des Urcéolaires ; celle-ci comporte une armature squelettique souple et complexe (Fauré-Fremiet et Thaureaux 1944, Fauré-Fremiet, Rouiller et Gauchery 1956) mais l'élément essentiel est constitué par la puissante couronne ciliaire périphérique, recouverte par un mince repli circulaire de la surface du corps, ou velum. Lorsque les Urcéolaires nagent librement, la

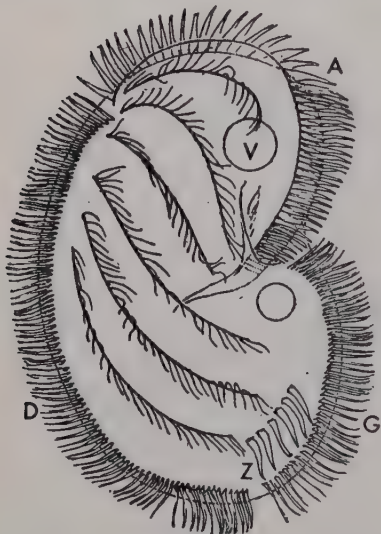


FIGURE 5

Kerona polyporum. Ciliature ventrale schématisée :

A, frange adoroale ; D, frange marginale droite ; G, frange marginale gauche ; Z, cirres transversaux ; noter les six rangées de fins cirres ventraux.
V, vacuole contractile.



FIGURE 6

Paræuplotes tortugensis. Ciliature ventrale d'après Wichterman.

A, frange adoroale ; D, frange marginale droite ; Z, cirres transversaux. ?, frange ciliaire ventrale antérieure de nature indéterminée ; X, deux cirres ventraux.

cupule basale est dirigée en avant, les battements rapides de la couronne ciliaire ayant pour effet d'aspirer les masses liquides et de les disperser en direction centrifuge. C'est ce même effet qui plaque la cupule adhésive au contact d'une surface solide ; dans les conditions normales cette surface est un tissu animal, ces Ciliés étant commensaux d'Hydroïdes, de différents Vers, de larves de Batraciens, de Poissons, etc.

Chez les Ciliés Hétérotriches, les *Peritromus* se fixent temporairement par leur face ventrale, seule ciliée, mais sans différenciation particulière ; l'adhérence aux surfaces solides ne relève peut-être que du thigmotactisme ciliaire. Les *Lichnophora*, par contre, possèdent une cupule adhésive garnie de rangées ciliaires semi-circulaires concentriques complétées par une « palette ventrale » (Villeneuve-Brachon 1940), les battements de l'ensemble produisant un effet d'aspiration.

Les Hypotrichida apportent deux cas étroitement comparables à celui du *Pleurocopes* par une sorte d'adaptation convergente. *Kerona polyporum* Ehrb. vit en ecto-commensal sur le tégument de Polypes et de Bryozoaires d'eau douce, Hydres et Cristatelles par exemple, exactement comme *Pleurocopes* sur les *Hydractinia* marines. *Kerona* porte, outre l'appareil ciliaire péristomien et la frange adorale, six rangées ciliaires fronto-ventrales, deux rangées latérales de cirres fins, plus six cirres transversaux plus puissants (Fig. 5). La première rangée frontale est obliquement située dans le prolongement antérieur de la rangée latérale droite ; celle-ci porte des cirres assez serrés et l'ensemble forme avec la rangée latérale gauche, une frange presque circulaire dont l'activité rejette le liquide au dehors en provoquant, comme dans les cas précédents, l'effet de succion.

Paraeuplotes tortugensis Wichterman (1942) vit sur un Alcyonaire des Îles Tortugas, *Eunicea crassa* ; c'est un curieux Hypotrichida, d'affinités incertaines, dont la ciliature se réduit principalement à une rangée frontale de cirres dessinant un arc antérieur dans le prolongement de la rangée latérale droite ; l'extrémité postérieure de celle-ci rencontre, sur le côté gauche une autre frange de cirres, l'ensemble formant, ici encore, un cercle presque complet (Fig. 6) dont les mouvements assurent l'adhérence du Cilié.

Les Pleuronematina en général sont caractérisés à la fois par le développement considérable de la membrane parorale et des membranes adorales, développement lié à la migration de la bouche en direction postérieure ; et par le thigmotactisme de la ciliature dorso-latérale, qui assure l'immobilisation temporaire des individus sur des surfaces solides.

J'ai précisément insisté (Fauré-Fremiet 1950) sur le fait que ce type d'organisation réalise le passage entre les Hymenostomatida tetrahymenina et les Thigmatrichida de Chatton et Lwoff (1949), la ciliature buccale des *Ancystrum* et des *Proboveria* par exemple, suggérant d'étroites comparaisons avec celle des *Pleuronema*, cependant que la différenciation de leur ciliature thigmatique permet une fixation presque permanente de ces ciliés sur les tissus de l'hôte dont ils sont les commensaux obligatoires et spécifiques.

Le cas de *Pleurocopes hydractiniae* est intéressant parce que ce Cilié typiquement pleuronemien paraît avoir suivi l'exemple des Thigmatrichida en devenant un commensal obligatoire et spécifique, tandis que son adaptation à un tel mode de vie est réalisée par une voie différente. Si *Pleurocopes* possède bien un champ ciliaire thigmatique, le trait le plus caractéristique de sa structure est la différenciation de sa frange ciliaire latéro-dorsale semi-circulaire, qui complète la transformation morphologique de la face gauche — ou pseudo-ventrale — et lui permet de fonctionner comme une ventouse adhésive.

Il est également remarquable que cette même adaptation fonctionnelle se trouve réalisée à partir de structures ciliaires entièrement différentes si l'on compare des Ciliés épizoïques aussi variés que l'Hyménostome *Pleurocopes*, les Pérित्रiches *Urceolaridae*, les Hétérotriches *Licnophora* et les Hypotriches *Kerona* et *Paraeuplotes*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BERGER, J., 1959. — The comparative morphology of two species of *Cyclidium*. *J. Protozool.*, 6, (suppl.), 13.
- BERGER, J. and THOMPSON, J.C., JR., 1960. — A redescription of *Cyclidium glaucoma* (Ciliata Hymenostomatida), with particular attention to the buccal apparatus. *J. Protozool.*, 7, pp. 256-262.
- CHATTON, E. et LWOFF, A., 1949, 1950. — Recherches sur les Ciliés Thigmotriches. I et II. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 86, pp. 169-253 et pp. 393-485.
- CORLISS, J.O., 1956. — On the Evolution and Systematics of Ciliated Protozoa. *Syst. Zool.* 5, pp. 68-91 et pp. 121-140.
- CORLISS, J.O., 1961. — The Ciliated Protozoa: characterization, classification, and guide to the literature. 1 vol., 310 pp. Pergamon Press.
- DRAGESCO, J., 1960. — Les Ciliés mésopsammiques littoraux (systématique, morphologie, écologie). *Trav. Stat. Biologique de Roscoff*, 12, Nouv. Série, pp. 1-356.
- FAURÉ-FREMIET, E. et THAUREAUX, J., 1944. — Protéines de structure et cytosquelette chez les Urcéolaires. *Bull. Biol.*, 78, pp. 143-156.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1950. — Morphologie comparée et systématique des Ciliés. *Bull. Soc. Zool. France*, 75, pp. 109-122.
- FAURÉ-FREMIET, E., ROUILLER, CH. et GAUCHERY, M., 1956. — L'appareil squelettique et myoïde des Urcéolaires : Etude au microscope électronique. *Bull. Soc. Zool.*, 81, pp. 77-84.
- KAHL, A., 1935. — Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). in *Tierwelt Deutschlands*. Jena.
- PARDUCZ, B., 1937. — Neue Silberbilder von Cycliden. *Acta Biologica*, 4, pp. 190-204 (Hongrois, résumé Allemand).
- PARDUCZ, B., 1939. — Festsitzende Ciliaten in der Gruppe der Holotricha. *Acta Biologica, Zool.*, 5, pp. 57-58 (Hongrois, résumé Allemand).
- PARDUCZ, B., 1942. — Eine interessante anomalie im Neuronemensystem von *Cyclidium glaucoma*. *Acta Scientiarum, Kol.*, 5, pp. 1-7.
- THOMPSON, J.C., JR., 1958. — Tetrahymenal ciliary organelles in the buccal cavity of *Cyclidium glaucoma* (Abstr.) *J. Protozool.*, 5, (suppl.), p. 10.
- VILLENEUVE-BRACHON, S., 1940. — Recherches sur les Ciliés hétérotriches. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 82, pp. 1-180.
- WALLENGREN, H., 1896. — *Pleurocoptes hydractinæ*. *Feskrift. f. Lilljeborg*, pp. 61-66.
- WICHTERMAN, R., 1942. — A new Ciliate from a coral of Tortugas and its symbiotic *Zooxanthellæ*. *Papers from Tortugas Laborat.*, 33, pp. 105-111. Carnegie Instit. Washington, Public., 524.

CHRONIQUE

Colloque international sur l'écologie des zones littorales de la Méditerranée

Un Colloque international sur l'écologie des zones littorales de la Méditerranée a eu lieu à la Station Zoologique de Naples du 17 au 23 juillet 1961. A ce Colloque ont pris part des invités officiels espagnols, français, italiens et yougoslaves. Des observateurs de ces mêmes pays, ainsi que de la principauté de Monaco, de Suisse, d'Allemagne, des Etats-Unis, de Turquie, de l'Office of Naval Research américain, de la F.A.O., ont également participé aux communications scientifiques et aux discussions. Le Colloque, organisé par la Station Zoologique de Naples, sous les auspices du Consiglio delle Ricerche italien, groupait ainsi une soixantaine de participants. Il était divisé en cinq parties. La première journée fut consacrée à des communications méthodologiques et techniques, ainsi qu'à des discussions générales (rapporteur : M. Drach), faisant ressortir l'intérêt de l'écologie, considérée comme une science synthétique et complexe, permettant d'aborder sur une base naturaliste, bien des problèmes biologiques : physiologiques, génétiques, évolutifs. La deuxième journée (rapporteurs : MM. Pérès, Tortonese et Zei) et la troisième, complétée par une excursion scientifique aux étangs saumâtres de la zone phlégréenne et au littoral sablonneux du delta du Volturne, étaient consacrées à des problèmes de zonation biologique littorale et de biocoenoses de nos côtes. Toutefois, par ses données, M. Feldman, rapporteur de la troisième journée, prépara le terrain aux communications plus physiologiques des journées suivantes. Le quatrième jour comporta plusieurs communications sur les problèmes des eaux saumâtres, encadrés dans leurs traits aussi bien hydrobiologiques qu'évolutifs par les rapports de M. Petit, de Mme Schachter et de MM. d'Ancona et Battaglia. Le jour suivant, les rapports de M. Margalef et de Mme Canicci entamaient les problèmes complexes du plancton littoral. Le dernier jour, furent abordés des problèmes de microflore et de microfaune marines, présentés par le rapport de M. Senez. L'après-midi fut consacré à un résumé général des données et des solutions tirées des quarante rapports et communications du Colloque, mettant encore une fois l'accent sur l'utilité, voire même la nécessité d'une collaboration entre des chercheurs spécialisés en différentes disciplines et venant de différents pays pour aborder de la manière la plus objective et quantitative les problèmes de l'écologie littorale. Sur le champ, un plan de collaboration a même été amorcé entre des microbiologistes français et des biologistes italiens, au sujet de la microbiologie marine et saumâtre de la mer napolitaine et de ses étangs.

M. Montalenti, Président de l'U.I.S.B., conclut cette séance en tant que représentant du C.N.R., soulignant les interrelations de plus en plus nombreuses et profondes qui se développent entre l'écologie et la génétique, entre la science du milieu et la science de l'évolution.

La journée du 23 juillet fut consacrée à une excursion, en partie par mer, à la côte amalfitaine, permettant aux participants d'apprécier un type de littoral haut dolomitique, sujet à une abrasion marine très intense : la clôture du Colloque eut lieu à la fin de cette excursion.

C.F. Sacchi.

Cahiers de Biologie Marine

Tome II — N° 4

SOMMAIRE

	PAGES
BRESCIANI, J. and LÜTZEN, J. — <i>Gonophysema gullmarensis</i> (Copepoda parasitica). An anatomical and biological study of an endoparasite living in the ascidian <i>Ascidiella aspersa</i> . — II. Biology and development	347
JEUNIAUX, CH., BRICTEUX-GRÉGOIRE, S. et FLORKIN, M. — Contribution des acides aminés libres à la régulation osmotique intracellulaire chez deux Crustacés euryhalins, <i>Leander serratus</i> F. et <i>Leander squilla</i> L.	373
IVANOV, A.-V. — Deux genres nouveaux de Pogonophores Diplobrachiaux <i>Nereilinum</i> et <i>Siboglinoides</i>	381
KERKUT, G.-A., MORITZ, P.-M. and MUNDAY K.-A. — Variations of copper concentrations in <i>Carcinus maenas</i>	399
LÜTZEN, J. — Sur une nouvelle espèce de Polychète <i>Sphaeroduridium commensalis</i> n. gen., n. spec. (Polychaeta Errantia, famille des Sphaerodoridae) vivant en commensal de <i>Terebellides stroemi</i> Sars	409
GUÉRIN, M. — Etude de biotopes à <i>Scrobicularia plana</i> da Costa	417
PARENTI, U. — <i>Ophryotrocha puerilis siberti</i> , <i>O. hartmanni</i> ed <i>O. Baccii</i> nelle acque di Roscoff	437
FAURÉ-FREMIET, E. — <i>Pleurocoptes hydractiniae</i> (Ciliata Pleuronematina) et son adaptation structurale à la vie épizoïque	447
Chronique	453

Le Tome II comprendra **un cinquième cahier** qui contiendra le **Sommaire 1961**.

